COMMONWEALTH BUREAU OF HELMINTHOLOGY
THE WHITE HOUSE,
103, ST. PETER'S STREET,
ST. ALBANS, HERTS.

ZOOLOGISCHER ANZEIGER

ZOOLOGISCHER ANZEIGER

BEGRÜNDET VON

VICTOR CARUS†

FORTGEFÜHRT VON

EUGEN KORSCHELT† UND BERTHOLD KLATT†

HERAUSGEGEBEN VON

MANFRED GERSCH

PROFESSOR AN DER FRIEDRICH SCHILLER-UNIVERSITÄT JENA

UND

WOLF HERRE

PROFESSOR AN DER CHRISTIAN ALBRECHTS-UNIVERSITÄT KIEL

169. BAND

MIT 238 ABBILDUNGEN, 25 TABELLEN

1962

AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT

GEEST & PORTIG K.-G. LEIPZIG

PRINTED IN GERMANY

Inhaltsübersicht

Wissensdhaftlidhe Mitteilungen

Alberti, B., Anmerkungen zur Theorie der Artspaltung. 492.

Anders, F., Diskussionsbemerkung. 86.

Böttger, Kl., Die Bedeutung des Lichtes für die Lage- und Richtungsorientierung einiger Süßwassermilben (Hydrachnellae, Acari). (Mit 4 Abb.) 476.

Braestrup, F. W., Diskussionsbemerkung. 79.

Broen, B. von, Beitrag zur Kenntnis der norddeutschen Spinnenfauna (Araneae). 401.

Duyvené de Wit, J. J., Hybridization experiments in Acheilognathine fishes (Cyprinidae, Teleostei). Intergeneric Hybrids between *Rhodeus spinalis, Rhodeus ocellatus* from Korea and Japan, and *Acheilognathus tabira.* (With 14 figures and 7 tables.) 373.

Eisentraut, M., Wie verhalten sich verwandte Vertreter von heimischen Winterschläfern aus wärmeren Gebieten unter veränderten Temperaturbedingungen? 429.

Engels, W., siehe H. Rahmann. 449.

Fehse, F., siehe L. Schwarz. 356.

Filek, W. von, Das Osteocranium von *Acanthophthalmus semicinctus* Fr.-Br. (Cyprinoidea, Cobitidae). (Mit 5 Abb.) 298.

Flössner, D., Zur Variabilität und Synonymie von *Chydorus piger* G. O. Sars 1861 (Crustacea, Cladocera). (Mit 2 Abb.) 397.

Fritsch, W., Eine neue Milbe aus der Nasenhöhle von Vögeln (Acarina, Speleognathidae). (Mit 2 Abb.) 236.

Fritsch, W., *Knemidocoptes laevis passeris,* eine neue Unterart der Gattung *Knemidocoptes* Fürstenberg, 1870, Fam. Epidermoptidae, Ordnung Acari. (Mit 2 Abb.) 239.

Fritzsche, R., Vergleichende Untersuchungen an *Tetranychus urticae* Koch und *Tetranychus cinnabarinus* Boisd. 225.

Fuhn, Ion E., siehe B. Stugren. 460.

Ghose, K. C., Morphogenesis of the Nervous System in the giant land snail *Achatina Fulica* Bowdich. (With 16 fig.) 467.

Gottschewski, G., Diskussionsbemerkung. 82.

Grüter, H. J., siehe H. Rahmann. 449.

Herre, W., Diskussionsbemerkung. 68.

Hertweck, H., Inzuchtdegeneration bei *Musca domestica,* I. Genetisch bedingte Beinanomalien. (Mit 4 Abb.) 162.

Hertweck, H., Inzuchtdegeneration bei *Musca domestica,* II. Genetisch bedingte Flügelanomalien. (Mit 11 Abb.) 173.

Kaestner, A., Diskussionsbemerkung. 89.

Kaiser, P., Hornzähnchen als Lippenbewaffnung bei Jungfischen von Cypriniden. (Mit 2 Abb.) 158.

Kapoor, A. S., On the nomenclature of various pores of latero-sensory canals in fishes. (With 5 figures) 368.

Klingel, H., Das Paarungsverhalten des malaiischen Höhlentausendfußes Thereuopoda decipiens cavernicola Verhoeff (Scutigeromorpha, Chilopoda). (Mit 2 Abb.) 458.

Kosswig, C., Über präadaptive Mechanismen in der Evolution vom Gesichtspunkt der Genetik. 4.

Krasemann, E., siehe L. Schwarz. 356.

Krishnaswamy, S., Respiration of the commensal copepod, *Notodelphys allmani* Thorell. (With 4 figures.) 389.

Kummer, B., Funktionelle Anpassung und Praeadaptation. (Mit 7 Abb.) 50.

Ludwig, H. W., und F. Ziegler, Freilandfund von *Branchiura sowerbyi* in einem Rheinaltwasser. (Mit 2 Abb.) 385.

Mihelčič, F., Eine neue Zercon-Art (*Zerconidae, Acarina, Mesostigmata*) aus Spanien. (Mit 1 Abb. und 1 Tab.) 217.

Mihelčič, F., Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Zercon* C. L. Koch. Drei neue *Zercon*-Arten aus Tirol und Kärnten. (Mit 3 Abb.) 409.

Müller, G., siehe L. Schwarz. 356.

Niethammer, G., Diskussionsbemerkung. 78.

Nosek, J., *Anurida vontoernei* (Collembola) aus den Karpathen. (Mit 13 Abb.) 221.

Osche, G., Das Praeadaptationsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution. (Mit 2 Abb.) 14.

Ovchynnyk, M. M., The Use of Scales and Bones for Age Determination of the Great Lakes Whitefish *Coregonus clupeaformis clupeaformis* (Mitchill). (With 12 fig. and 7 tables.) 198.

Peters, G., Ergänzende Bemerkungen zur Grusinischen Zauneidechse (*Lacerta agilis grusinica*). (Mit 1 Abb.) 194.

Plett, A., Untersuchungen zum Appetenzverhalten der Springspinne *Epiblemum scenicum* Cl. (*Salticidae*) und des Ameisenlöwen *Euroleon nostras* Fourer. (*Myrmeleonidae*). (Mit 6 Abb.) 280.

Plett, A., Beobachtungen und Versuche zum Revier- und Sexualverhalten von *Epiblemum scenicum* Cl. und *Evarcha blancardi* Scop (*Salticidae*). (Mit 2 Abb.) 292.

Popovici, N., siehe B. Stugren. 460.

Praeadaptation, Speziation, Adaptation. 4.

Radulesco, C., et P. Samson, Quelques observations sur *Equus scythicus*. (Mit 2 Abb. und 1 Tab.) 347.

Rahmann, H., W. Engels und H. J. Grüter, Doppelmißbildung einer Vorderextremität bei *Rana temporaria* L. (Mit 4 Abb.) 449.

Reinert, J., Unterscheidungsfähigkeit eines Turmfalken für gesprochene Wörter. (Mit 2 Abb.) 265.

Rempe, U., Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. (Mit 5 Abb.) 93.

Röhrs, M., Diskussionsbemerkung. 77.

Rützler, Kl., und M. Sarà, *Diplastrella ornata*, eine neue mediterrane Art der Familie Spirastrellidae (Demospongiae). (Mit 5 Abb.) 231.

Samson, P., siehe C. Radulesco. 347.

Sarà, M., siehe Kl. Rützler. 231.

Schmidt, W. J., *Mycelites*befall an Stacheln von lebenden Seeigeln. (Mit 6 Abb.) 245.

Schulz, H., Histologische Untersuchungen an den sogenannten Cardiadrüsen im Magen von *Mus musculus* L. (Mit 14 Abb.) 253.

Schulz, H., Mikroskopisch-antomischer Bau und Enzymbestand der Pansenzotten von *Giraffa camelopardalis* (L.). (Ein histochemischer Beitrag zur Physiologie der Ruminantier-Vormägen.) (Mit 8 Abb.) 331.

Schulz, H., Histo-enzymologische Beobachtungen an den Pansenzotten des Rindes. (Mit 9 Abb.) 433.

Schulz, H., Histo-topochemische Enzym- und Lipidbestimmungen an der kutanen Vormagenmucosa von *Camelus ferus* f. bactrianus L. (Mit 9 Abb.) 440.

Schwarz, L., F. Fehse, G. Müller und E. Krasemann, Beobachtungen an Eischalen und Eiern. X. Mitteilung. (Mit 5 Abb. und 5 Tab.) 356.

Singh, K. S., and B. K. Tandan, *Dilepis kumaunensis* sp. n. (Cestoda: Dilepididae) from two Himalayan birds. (With 3 fig.) 485.

Sládeček, V., Über die Exkretophoren bei den festsitzenden Rädertieren der Ordnung *Collothecacea*. (Mit 11 Abb.) 488.

Spatz, H., Diskussionsbemerkung. 88.

Stadie, Chr., Zur Frage von Anpassungsmerkmalen bei aquatilen Anuren. Mit Beschreibung einer neuen Gattung *Hydrobatrachus*. (Mit 6 Abb.) 315.

Stechow, E., Über skelettbildende Hydrozoen. (Mit 7 Abb.) 416.

Stettiner-Kallner, H., Die normale Larvenentwicklung und Metamorphose von *Triturus vittatus* (Jenyns). (Mit 12 Abb. und 4 Tab.) 140.

Stieve, H., Diskussionsbemerkung. 90.

Stugren, B., Ion E. Fuhn und N. Popovici, Untersuchungen über die Systematik der Blindschleiche (*Anguis fragilis* L.) in Rumänien. (Mit 4 Abb.) 460.

Tandan, B. K., siehe K. S. Singh. 485.

Tischler, W., Diskussionsbemerkung. 88.

Ude, J., Neurosekretorische Zellen im Cerebralganglion von *Dicrocoelium lanceatum* St. u. H. (Trematoda-Digena). (Mit 4 Abb.) 455.

Ziegler, F., siehe H. W. Ludwig. 385.

Mitteilungen

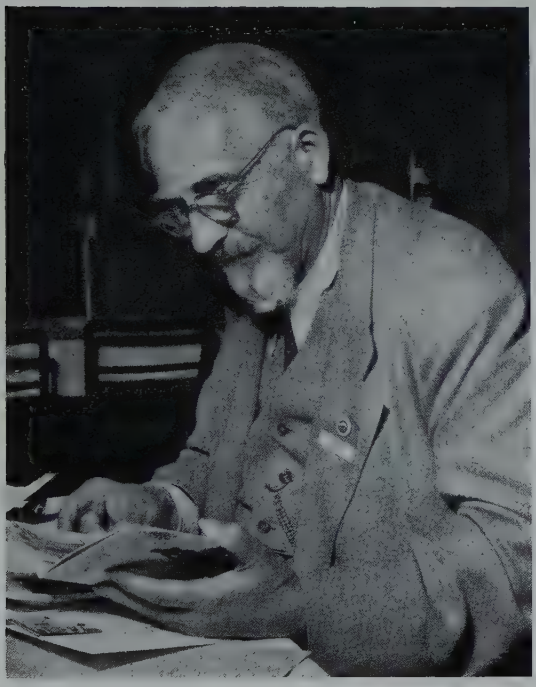
Nomenklatur. 242.

Nachrufe. 1, 330, 498.

Zoologischer Anzeiger

Band 169 August 1962 Heft 1-2

Prof. Dr. Heinrich Prell †



Am 25. 4. 1962 verstarb nach langem Leiden Prof. Dr. HEINRICH PRELL. Professor PRELL hat sich in schwerer Zeit um den Zoologischen Anzeiger als Mitherausgeber außerordentliche Verdienste erworben. Bis zuletzt widmete er seine Kraft unserer Zeitschrift, um dem Fortschritt der Zoologie zu dienen.

In dankbarem Gedenken

die Herausgeber:

Wolf Herre Manfred Gersch

der Verlag:

Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig Leipzig

Professor em. Dr. Heinrich Prell †

Am 25. April 1962 erlag Professor em. Dr. Heinrich Prell einem schweren Leiden. Wir beklagen in ihm den Verlust eines Forschers, Lehrers und Organisators, dessen Wirkungsbereich einmalig ist. Ein Blick auf seinen Werdegang erhellt die Grundlagen seiner erstaunlichen Vielseitigkeit.

Prell entstammt einer Künstlerfamilie. Er wurde am 11. Oktober 1888 in Kiel geboren, später siedelten seine Eltern nach Dresden über, wo sein Vater als Professor an der Akademie für bildende Künste tätig war. Der Grundzug seiner Persönlichkeit wurde durch seine humanistische Vorbildung geprägt, die er am Gymnasium zum Heiligen Kreuz in Dresden erhielt. Nach Absolvierung seiner Schulzeit widmete er sich zunächst dem Studium der Medizin, stellte aber später die Zoologie in den Vordergrund seiner Ausbildung. Er hatte das große Glück, unter seinen akademischen Lehrern hervorragende Vertreter ihres Faches zu zählen: Bei Weissmann in Freiburg studierte er Abstammungslehre, in München bei Hertwig und Goldschmidt allgemeine Zoologie und Vererbungslehre und bei Korschelt in Marburg Entwicklungsgeschichte. 1913 schloß er sein Studium mit der Promotion zum Dr. phil. ab. Das Thema seiner Dissertation lautete: „Das Chitinskelett von Eosentomon, ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers". Als Assistent von Karl Escherich in Tharandt kam er zum ersten Mal in Berührung mit dem Gebiet der Forstentomologie, die später zu seinen Lebensaufgaben zählte, und als Assistent von Blochmann in Tübingen befaßte er sich vor allem mit Forschungen auf dem Gebiet der vergleichenden Anatomie. Bereits ein Jahr nach seiner Promotion habilitierte er sich mit einer Arbeit „Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen" als Privatdozent für Zoologie und vergleichende Anatomie in Tübingen. Später übernahm er Vorlesungen über Fischkunde und Fischereiwesen sowie über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Einen Tag vor seinem 31. Geburtstag wurde er zum nichtplanmäßigen a. o. Professor ernannt.

Seit 1923 wirkte Prell als ordentlicher Professor und Direktor des Zoologischen Institutes an der forstlichen Lehr- und Forschungsstätte in Tharandt und als Leiter der Zoologischen Abteilung der Sächsischen Forstlichen Versuchsanstalt. Ab 1945 bis 1954 übernahm er kommissarisch zusätzlich noch den Lehrstuhl für allgemeine Zoologie der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät in Dresden. Nach seiner Emeritierung 1957 führte er auf Wunsch der forstlichen Fakultät seinen Lehrstuhl mit allen seinen vielseitigen Aufgaben weiter, und selbst Krankheiten und sein zunehmendes Leiden hinderten ihn nicht daran, seine Pflichten so weit als möglich wahrzunehmen.

Die Lebensarbeit Prells ist überaus vielseitig. Als erfolgreicher Organisator gründete er die Staatliche Hauptstelle für Forstlichen Pflanzenschutz mit ihrem vorbildlichen Meldedienst für Forstschädlinge und -krankheiten sowie die Forschungsstellen für Pelztierkunde und Bienenseuchen. Als letz-

ter Rektor der Forstlichen Hochschule Tharandt (1927—1929) erkämpfte er für Tharandt das Promotionsrecht und den Anschluß dieser traditionsreichen Institution an die Technische Hochschule Dresden, um ihr Weiterbestehen zu sichern. Im Jahre 1945 war er Dekan der Fakultät für Forstwirtschaft, und 1951 wurde er zum Mitglied der Sächsischen Akademie der Wissenschaft ernannt.

In mehr als 300 Veröffentlichungen hat PRELL seine wissenschaftlichen Erkenntnisse, seine stets fruchtbaren Vorschläge zur Verbesserung biologischer Arbeitsmethoden und zur Bekämpfung von Forstschädlingen sowie die Ergebnisse seiner jagdkundlichen Literaturstudien aus Überlieferungen des Mittelalters und des klassischen Altertums niedergelegt. Schon als junger Student veröffentlichte er Abhandlungen zur Morphologie, Biologie und Systematik der Insekten. Aus seinen Studienreisen nach Ostafrika und Hocharmenien resultierte seine Liebe zu den formenreichen Nashornkäfern, denen er bis in sein hohes Alter treu geblieben ist und zu deren Systematik er bereits als Student wertvolle Beiträge geliefert hatte. Er dürfte die vollkommenste Dynastinensammlung der Welt besessen haben. Als Ergebnis meeresbiologischer Kurse in Norwegen und der von ihm selbst betreuten Lehrgänge an der Biologischen Anstalt auf Helgoland veröffentlichte er u. a. Untersuchungsergebnisse über Pantopoden, Krebse und marine Schwämme. Im ersten Weltkrieg als Unterarzt in biologischen Laboratorien der Wehrmacht in Ulm und Stuttgart tätig, kam er zu Arbeiten auf dem Gebiet der Bakteriologie einschließlich filtrierbarer Organismen und der Parasitenkunde. Besonders zu erwähnen sind seine Untersuchungen über Malaria und deren Verbreitung. Bemerkenswert sind auch seine Beiträge zur Genetik und zur Palaeobiologie. Im Rahmen seiner in Tharandt übernommenen Aufgaben befaßte er sich eingehend mit Morphologie, Biologie und Epidemiologie von forstlich wichtigen Insekten, insbesondere von einigen Ipiden, Cerambyciden, Curculioniden, Chrysomeliden und Lepidopteren. Er vertrat in zahlreichen Aufsätzen als einer der ersten den Gedanken einer biologischen Bekämpfung von Forstinsekten durch Vogel- und Ameisenschutz und durch Förderung der Parasiten forstschädlicher Insekten. Nachdrücklich erhob er seine warnende Stimme gegen eine leichtfertige Verstreuung von Giftstoffen im Freien und wies auf die Schäden hin, die durch arsenhaltige Stäubemittel und Industrieabgase für Bienen, Seitenraupen, Säugetiere und auch für den Menschen entstehen können. Zu nennen wären weiter seine Arbeiten über Insektenkrankheiten, insbesondere Bienenseuchen. Seine Untersuchungen über den Fortpflanzungszyklus von Jagd- und Pelztieren führten zu manchen nicht nur rein wissenschaftlich wertvollen Ergebnissen, sondern gaben wichtige Hinweise auch für die Praxis der Jagd und der Pelztierzucht. Die Fortpflanzungsbiologie, spez. die Tragzeitverhältnisse bei Mardern, Bären, Dachs und Vielfraß und den Cerviden konnte er aufklären, und er lieferte wertvolle Beiträge zur Systematik der Chinchillas. Durch das Studium der alten Literatur gelang es ihm ferner, viele Rätsel um Jagdtiere aus der Nibelungen- und Thidreksaga sowie aus dem klassischen Altertum zu lösen und sogar einige Unklar-

heiten aus dem Gebiet der Mathem er Antike zu erhellen. So sehen wir in seinen Veröffentlichungen eine F'u on vielseitigen und noch heute aktuellen Fragen behandelt. Frei von jeder Einseitigkeit hat PRELL sowohl auf dem Gebiet der reinen wie auch der angewandten Zoologie Bleibendes und oft Bahnbrechendes geleistet.

In seinem Arbeitsbereich und noch darüber hinaus übernahm PRELL eine große Anzahl von Ehrenämtern und Aufgaben als Angehöriger zahlreicher wissenschaftlicher Vereinigungen und Organisationen. Auch war er viele Jahre Mitherausgeber von namhaften wissenschaftlichen Zeitschriften, wie dem Zoologischen Anzeiger, der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie und der Zeitschrift für Parasitenkunde.

In ihm verliert die Wissenschaft eine geistvolle, schöpferische Persönlichkeit, die Praxis der angewandten Zoologie einen Helfer und Berater, und seine Schüler verlieren einen stets anregenden Lehrer, der sie mitzureißen und für seine Ideen zu entflammen verstand! Sein Andenken wird stets in Ehren gehalten werden.

H. FRANCKE-GROSMANN

Praeadaptation, Speziation, Adaptation

Im Rahmen der norddeutschen Symposien deutscher Zoologen [vgl. Zoologischer Anzeiger Bd. 160 (1958), 162 (1959), 164 (1960), 166 (1961)] fand am 1. und 2. Dezember 1961 in Kiel unter der Leitung von A. KAESTNER und W. PEUS eine Aussprache über die Probleme der Praeadaptation, Speziation und Adaptation statt. Die dort gehaltenen Berichte sowie die sich daran anschließenden Diskussionen sind Inhalt dieses Heftes, um wiederum Grundlage weitergreifenden Meinungsaustausches zu werden. Die Diskussionsbemerkungen geben nicht die Folge der Wechselrede wieder. Für den Druck wurden einige der Gedankengänge zusammengefaßt.

Aus dem Zoologischen Staatsinstitut und -museum Hamburg

Über präadaptive Mechanismen in der Evolution vom Gesichtspunkt der Genetik

Von

CURT KOSSWIG[1]

(Eingegangen am 5. Februar 1962)

Voraussetzung für die Veränderungen der Arten im Laufe der Evolution ist die Veränderlichkeit der Erbanlagen oder Gene. Die Mutabilität der Gene ist in dem Bauprinzip der Nucleinsäuren sowie im Prinzip ihrer Äquiprodukt-

[1] Professor Dr. Curt Kosswig, Hamburg 13, Mellepark 10, Zoologisches Institut.

tivität begründet. Offenbar ist es au er den konstantesten Umweltbedingungen unvermeidlich, daß von Ze Zeit sich Fehler der Strukturierung im molekularen Bereich ergeben, z. B. durch Fehler bei Reduplikation der Anlagen. Erst recht wird die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Mutationsprozessen bei Extremalbedingungen erwartet werden können. Hierüber liegt inzwischen eine reiche Literatur vor, auf die im einzelnen einzugehen zu weit führen würde.

Mit jedem neuen Mutat wird grundsätzlich eine Verdoppelung der in einer interfertilen Individuengruppe möglichen Genrekombinationen sichergestellt. Ja, da es bereits bei Viren bzw. Bakteriophagen Rekombinationsprozesse in Gestalt von crossing over gibt, kann man sagen, daß das Prinzip bei Rekombinierbarkeit älter ist als Sexualität im eigentlichen Sinne. Auch bei Parasexualität, wie wir sie in Gestalt der Übertragung eines Teils des Lineoms bei manchen Bakterien kennen, sind Rekombinationen die Folge. Das gleiche gilt für die Transduktion von Genen oder Gengruppen der Bakterien mit Hilfe von Bakteriophagen. Echte Sexualität, charakterisiert durch Zygoten- und Synkaryonbildung, liefert den erprobtesten Mechanismus zur jeweiligen Verdoppelung der möglichen Rekombinationen bei Auftritt eines neuen Mutats in einer panmiktischen Population, d. h. einer Individuengruppe einer Art, in der die Paarung der verschiedenen Genotypenträger dem Zufall unterliegt. Auf Fälle, in denen auf die bisexuelle Vermehrung verzichtet wird, also bei ausschließlich ungeschlechtlicher Vermehrung, bei Parthenogenese sowie bei Merospermie, soll hier im einzelnen ebensowenig eingegangen werden wie auf die besondere Situation, die absolute Selbstbefruchter bieten. In allen diesen letzteren Fällen liegen Besonderheiten vor, ohne daß die grundsätzliche Bedeutung von Mutationsvorgängen als Grundlage evolutorischer Mechanismen ausgeschaltet wäre.

Die Variabilität in Populationen beruht teilweise auf verschiedenem Genbestand der einzelnen Mitglieder der Population sowie auf den wechselnden Umweltbedingungen, denen auch Angehörige des gleichen Genotyps in einer Population während ihrer Entwicklung ausgesetzt sein können. Diese Variabilität nun kann durch den Hinzutritt neuer Mutate bereichert werden, und zudem wirken verschiedene Faktoren im Sinne einer Veränderung der momentan gegebenen Frequenz der einzelnen Gene bzw. Allele. Neu auftretende Mutate sind, wie wir wissen, ungerichtet, d. h., es besteht keinerlei kausale Beziehung zwischen dem mutationsauslösenden Agens und der Art des auftretenden Mutats. Allerdings ist die Mutationshäufigkeit einzelner Gene verschieden. Wir wissen, daß einerseits bestimmte Gene im gleichen Genotyp unter sonst gleichen Bedingungen verschieden mutabel sind. Es gibt stabile und labile Gene. Es ist ferner bekannt, daß bestimmte Gene für bestimmte mutationsauslösende Mittel verschieden empfindlich sein können. Hierüber haben uns insbesondere die umfassenden Studien über die Mutabilität der Bakterien aufgeklärt. Schließlich ist bereits seit langem bekannt, daß die allgemeine Mutationsfrequenz, selbst in verschiedenen Sippen der

gleichen Spezies unterschiedlich sein kann. Manche Genotypen sind stabiler als andere (Baur 1926).

Über der Entstehung eines neuen Mutats waltet der Zufall. Auch darüber, ob ein neu entstandenes Mutat in der Population während seiner sogenannten Anlaufszeit erhalten bleibt oder wieder verlorengeht, entscheidet der Zufall. Schließlich spielt der Zufall bei der Verschiebung und gegebenenfalls dem Verlust eines Allels auch in zahlenmäßig kleinen Populationen sowie in Fällen sogenannter Populationswellen eine große Rolle. Für den Genetiker sind Populationen besonders auf Grund ihres verschiedenen Genbestandes und der Frequenz verschiedener Allelenpaare von entscheidender Bedeutung. Der Genetiker pflegt die Phänotypen in einer Population, soweit diese auf Genunterschieden beruhen, lediglich als ein Mittel zu benutzen, mit dessen Hilfe Genfrequenzen gemessen werden können. Welchen Vorteil es bietet, das Entscheidende in den Genfrequenzen und nicht in den Phänotypen einer Population zu sehen, geht daraus hervor, daß beispielsweise eine Population, die 100proz. aus „F_1-Bastarden" Aa besteht, die gleiche Frequenz der beiden Allele aufweist wie eine einer F_2 entsprechende Individuengruppe mit 25% AA-, 50% Aa- und 25% aa-Kombinationen. In der Genetik hat sich zur Charakterisierung der Allelenhäufigkeit in Populationen der in der anglosächsischen Literatur gebräuchliche Ausdruck des „gene pool" eingebürgert. In einer unendlich wachsenden Population gilt ceteris paribus die bekannte Formel von Hardy und Weinberg, d. h., die Allelenfrequenz des gene-pools bleibt von Generation zu Generation unverändert. Nun gibt es jedoch eine Reihe von äußeren Faktoren, durch die die Hardy-Weinberg-Formel in ihrer Gültigkeit eingeschränkt wird. Dazu gehören die oben erwähnten Zufallsmechanismen, wie z. B. Populationswellen; vom Auftreten neuer Mutate sei zunächst abgesehen. Außer Faktoren des Zufalls, die zu einer Frequenzverschiebung in einer Population führen, treten dann noch weitere, die durch den Selektionswert eines Gens bedingt werden. Hierbei ist der Selektionswert ein Maß, welches angibt, in welchem Verhältnis die Frequenz eines Mutats, nur infolge seiner Natur, in Populationsfolgen ceteris paribus sich verschiebt. Indem ein Mutat seinem gametischen oder zygotischen Träger größere, kleinere oder gleiche Lebens- und Fortpflanzungsaussichten gegenüber dem ihm entsprechenden unmutierten Zustande gewährleistet, verschiebt sich die Frequenz des Mutats nach oben oder unten oder bleibt konstant. Das Mutat besitzt sonach positiven, negativen oder keinen Selektionswert (Heilbronn und Kosswig 1960).

Der Selektionswert eines Gens (bzw. Allels) ist ein relativer Begriff, denn er ist abhängig von einer bestimmten Umwelt sowie von einem charakteristischen genotypischen Milieu, in dem es sich befindet (Kosswig 1947, 1959). Es ist wohl bekannt, daß ein Mutat, das unter „normalen" Bedingungen negativ selektionswertig ist, bei Änderung des äußeren Milieus, positiven Selektionswert erlangen kann. Ebenso kann gezeigt werden, daß der Restgenotypus von entscheidendem Einfluß auf die Selektionswertigkeit eines Mutats ist. In zahlreichen Modellversuchen wurden diese Tatsachen eruiert.

Das einzelne Merkmal, das in solchen Versuchen uns die Anwesenheit eines bestimmten Allels verrät, braucht . . . für uns sichtbar durchaus keine Eigenschaften zu zeigen, die uns seinen Selektionswert ohne weiteres einleuchtend machte. Da Gene vielfach von pleiotroper Wirkung sind, ist also das Merkmal, mit dessen Hilfe wir die Verschiebung der Häufigkeit eines Allels unter einem bestimmten Selektionsdruck messen, evtl. nur ein Nebenprodukt eines Gens, das durch irgendwelche physiologischen Besonderheiten, die es seinem Träger verleiht, einen besonderen Selektionswert hat. Wenn etwa, wie sich aus Untersuchungen meines Schülers MÜNZING (1959) ergibt, in permanenten Süßwasserpopulationen des Stichlings (*Gasterosteus aculeatus*) an den verschiedensten Stellen seines weiten Verbreitungsgebietes immer wieder die nackten *leiurus*-Formen herausbilden, oder, wenn, wie VILLWOCK (1958) nachgewiesen hat, in anatolischen Gewässern im Süßwasser bevorzugt beschuppte Populationen eines *Aphanius* sich aus einer gemischten Großbevölkerung herausbilden, so ist die Beziehung zwischen der Art der Körperbedeckung und dem Aufenthalt im Süßwasser für uns zunächst durchaus unklar. Wir haben auch in diesen Fällen anzunehmen, daß mit der Art des Schuppenkleides — sei es durch enge Genkoppelung, sei es infolge von Pleiotropie eines Gens — adaptiv wertvolle physiologische Merkmale gekennzeichnet werden, die sich jeweils aus einer Mischpopulation herausbilden. In anderen Beispielen ist die Beziehung zwischen dem Selektionswert eines Gens und seinem Einfluß auf den Genotyp für uns auf den ersten Blick einleuchtend, so z. B. im Falle der Insektizidresistenz bei den verschiedensten Insekten.

Gerade auf diesem Gebiete wurden in den letzten Jahren Erkenntnisse gewonnen, durch die die Präadaptabilität in einem gene-pool sehr schön nachgewiesen werden kann. Präadaptabilität bedeutet dabei das Vorhandensein eines Vorrats an Genen, die sich erst bei einer Änderung der Umweltbedingungen als adaptiv wertvoll und dementsprechend positiv selektionswertig erweisen. Gegen die verschiedensten heute verwendeten Insektizide haben eine Reihe von hygienisch oder medizinisch bedeutungsvollen Insektenarten im einzelnen voneinander unterschiedliche, aber sicher genetisch bedingte Resistenzmechanismen entwickelt. Die Ausbreitung der Insektizidresistenz hygienisch bedeutsamer Arten kann aus dem folgenden Schema erkannt werden (QUARTERMANN und SCHOOF 1958). In den Jahren

1946	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956
waren bekannt:										
2	3	6	12	19	23	26	28	33	37	38

Insektenarten, die gegen irgendwelche Insektizide resistent wurden. Die starke Zunahme ist ohne Frage nicht durch unsere vorher unzureichende Kenntnis, sondern durch die erst seit dem Ende des 2. Weltkrieges in zunehmendem Umfang erfolgte Anwendung von verschiedenen Insektengiften hervorgerufen. Offenbar sind Resistenzgene, wahrscheinlich vorzugsweise in außeror-

deutlich geringer Frequenz in sehr vielen und räumlich weit voneinander getrennten Populationen einer und der gleichen Art vorhanden. Sobald es zur Anwendung des Insektizids kommt, gewinnen diese Resistenzgene positiven Selektionswert und sichern innerhalb kurzer Frist die Umwandlung der Population unter starker Anreicherung der Resistenzgene. Ein Beispiel für eine solche offenbar polytop entstandene Resistenz liefert *Culex fatigans:* 1951 wurden resistente Tiere in Kalifornien gefunden, 1952 in Indien, 1953 in Malaya und auf Reunion, 1954 in Ostasien, 1956 in Venezuela sowie in Formosa, 1958 in Südaustralien und in Panama, 1959 auf Sansibar und in Kamerun (Brown 1960).

Neuere Ergebnisse der Bakteriengenetik sind für die Erkenntnis des Wesens erblicher Resistenz gegenüber verschiedenen bakteriziden Stoffen von großer Bedeutung. Die Versuche haben ergeben, daß z. B. in Klonen von Bakterien, die gegenüber Streptomyzin anfällig sind, mit einer Häufigkeit von $1 : 10^8$ streptomyzinresistente Individuen auftreten. Mit dieser Resistenz ist interessanterweise in 50% der Fälle Streptomyzinabhängigkeit verbunden. d. h., diese Klone gedeihen nur bei Anwesenheit des ursprünglichen Bakterizids. Da Rückmutationen von streptomyzinresistent zu streptomyzinempfindlich ebenfalls vorkommen, beruht offenbar die erworbene Resistenz nicht etwa auf dem Verlust eines Gens, sondern auf seiner Umwandlung in ein Allel, das seinerseits wieder in den ursprünglichen Zustand rückmutieren kann. Im Falle der Penicillinresistenz konnte gezeigt werden, daß die im Verlaufe von Generationen gesteigerte Resistenz auf einer Addierung analoger Mutate beruht, d. h. also, daß ein System von additiv polymeren Genen unter dem entsprechenden Selektionsdruck in mit Penicillin behandelten Bakterienstämmen angereichert werden kann. Die Steigerung der Resistenz gegen Penicillin erfolgt in Klonkulturen, also ohne Teilnahme eines Sexualaktes, der bei höheren Organismen den Vorgang der Resistenzsteigerung noch wesentlich beschleunigen müßte. Es kann eindeutig nachgewiesen werden, daß im Fall der Bakterizidresistenz diese nicht etwa durch die Applikation von subletalen Dosen im Lauf der Zeit herbeigeführt, also induziert werden kann. Ein Erblichwerden von im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften liegt also sicherlich nicht vor. Vielmehr entstehen „spontan" Mutate, die sich als präadaptiv wertvoll nur unter bestimmten Umweltbedingungen erweisen.

Auch im Fall der insektiziden Stoffe konnte eindeutig nachgewiesen werden, daß nicht etwa diese Substanzen als solche mutationsauslösend wirken (Lüers 1953); ebensowenig ist bei der Insektizidresistenz deren Induktion durch subletale Dosen des Mittels möglich. Es konnte von vornherein erwartet werden, daß die Resistenz für die verschiedenen Insektizide durch verschiedene Gensysteme bedingt sein würde. Dies konnte auch erwiesen werden. Ebenso ist die genetische Grundlage der Resistenz gegen ein bestimmtes Insektizid bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger verschieden. Während im Fall der bakteriziden Stoffe es sich um Naturprodukte handelt, gegen die Resistenz erworben wurde, sind es im Falle der Insektizide Substanzen, die lediglich im Laboratorium des Chemikers erzeugt wer-

den. Und auch gegen sie entstehen bei den verschiedensten Arten Resistenz sichernde Mutate. Das beste Beispiel von Insektizidresistenz liefert *Musca domestica,* bei der die Resistenz bis auf das 30 000fache des ursprünglichen Zustandes erhöht werden konnte. Die Resistenz gegen DDT beruht auf einem Hauptgen, von dem nicht sicher ist, ob es in verschiedenen Stämmen das gleiche ist. Hinzu treten weitere modifizierende Gene. Auch bei der Resistenz gegen organische Phosphorverbindungen spielt ein Hauptgen die entscheidende Rolle. Dagegen scheint die Resistenz gegen BHC und Chlordan sowie gegen Aldrin polygen bedingt zu sein. Im Falle der Resistenz von *Drosophila* ist deren Steigerung in Kulturen nur um das 3- bis 10fache des Ausgangszustands möglich. Wie mit Hilfe von markierten Chromosomen nachgewiesen werden konnte, sind wenigstens alle drei großen Chromosomen des haploiden Satzes bei *D. melanogaster* an der Resistenzerhöhung beteiligt, es liegt also Polygenie vor. Ohne auf die Einzelheiten des Resistenzmechanismus einzugehen, mögen diese Beispiele genügen, um das zu erläutern, was als ein genetischer Mechanismus der Präadaptabilität gelten kann. So erstaunlich es uns vorkommen mag: Wir sind veranlaßt anzunehmen, daß durch Mutation ein Gen entstehen kann, durch welches die Bildung eines Enzyms sichergestellt wird, dessen Aufgabe es ist, aus dem giftigen und rein synthetischen DDT ein Chloratom abzuspalten und so eine ungiftige Substanz herzustellen. Mit geringer Frequenz sind derartige Resistenzgene anscheinend in den Populationen der verschiedensten Arten zufällig vorhanden. Ihre schnelle Anreicherung und im Falle von Polygenie ihre rasche Rekombination ist das Ergebnis des durch das betreffende Insektizid hervorgerufenen Selektionsdrucks. Der Streit, ob es sich beim Erwerb der Resistenz um einen großen oder um einen kleinen Evolutionsschritt handelt, erscheint unsinnig. Viele kleine einzelne mutative Schritte führen gegebenenfalls ebenso zur Resistenz wie ein einzelner. Die Bildung eines dechlorierenden Enzyms ist gewiß ebenso wichtig wie die eines anderen Ferments, mit dessen Hilfe beispielsweise eine adaptive Färbung hervorgerufen wird. (Zusammenfassende Darstellung bei Bielz 1962, ferner Bbruce und Decker 1950, Crow 1957, Davidson 1956, Laven 1953, Micks 1960, Tsukamoyo 1956.)

Man kann sich die Frage vorlegen, wie es kommt, daß Resistenzgene in Anbetracht ihrer Seltenheit wahrscheinlich ausschließlich in heterozygotem Zustand sich über Generationen in einer Population halten können. Darüber ist nichts Genaues bekannt, jedoch könnte wenigstens als Modell an Untersuchungen an *Drosophila pseudoobscura* und auch an anderen Objekten erinnert werden. Es ist eine Reihe von Beispielen bekannt, in denen sich der heterozygotische Zustand durch eine gewisse Heterosis, also gesteigerte Vitalität, von den beiden homozygoten Zuständen unterscheidet. Dadurch würde automatisch für die Erhaltung eines Mutats Sorge getragen werden, welches unter den ursprünglichen Verhältnissen, also vor Anwendung des Insektizids selektionswertig neutral oder gar negativ selektionswertig war. In einem derartigen heterotischen Effekt im heterozygoten Individuum läge also ein weiterer präadaptiver Mechanismus vom Gesichtspunkt des Genetikers vor. Daß

tatsächlich bestimmte Inversionsheterozygoten vitaler sind als die Individuen einer Population, die für den invertierten oder den nichtinvertierten Zustand homozygot sind, hat DOBZHANSKY (1947) mit seiner Schule für die oben genannte *D. pseudoobscura* nachgewiesen. Die Bedeutung der Inversion liegt offenbar darin, daß im Gebiet der Inversion ein System von komplementären Vitalitätsgenen liegt, die dank der Inversion nicht mit Partnergenen im homologen Chromosom ausgetauscht werden können. In etlichen Populationen von *D. pseudoobscura* treten 3 verschiedene Bautypen des 3. Chromosoms auf, sie seien im folgenden *A, B* und *C* genannt. Auch *D. pseudoobscura* hat im Laufe eines Jahres eine größere Zahl von Generationen. Studien an Speicheldrüsenchromosomen zeigen nun, daß die Häufigkeit der 3 Bautypen *A, B* und *C* mit den Jahreszeiten wechselt, indem jeweils bestimmte von ihnen zu bestimmten Jahreszeiten die höchste Adaptabilität an die waltenden Umweltbedingungen garantieren. Das Homozygotwerden für bestimmte Konstellationen, womit die Plastizität der Population im jahreszeitlichen Rhythmus verlorengehen könnte, wird durch die erhöhte Vitalität der Heterozygoten kompensiert. Also auch hier ein genetischer Mechanismus von präadaptiver Bedeutung, dessen Wesen nun aber gerade darauf beruht, daß für die entscheidenden Genkonstitutionen Homozygotie nicht hergestellt wird. Es handelt sich hier zweifellos um einen Mechanismus besonderer Art, der nicht direkt zu einer Anpassung an besondere Verhältnisse auf präadaptiver Basis führt, der aber für die Erhaltung der Art im Wechsel der Jahreszeiten von hoher Bedeutung ist.

In unserer bisherigen Betrachtung war eine gewisse Heterozygotie einer Population in irgendeiner Weise ein wichtiger Faktor für ihre adaptive Plastizität in Generationsfolgen. Daneben aber besitzen die Angehörigen einer Art, insbesondere die der gleichen Population, einen ± reichen Bestand an homozygoten Genen. Diese sind zwar im Experiment nicht direkt erschließbar, ihr Vorhandensein jedoch höchst wahrscheinlich. Wir dürfen annehmen, daß gemeinsame und konstante Merkmale einer Sippe zu einem guten Teil auf der Homozygotie von Genen, die am Aufbau dieser Merkmale beteiligt sind, zurückgeführt werden kann. Daß sich auch noch in diesem schwer erschließbaren „Restgenotypus" (KOSSWIG 1959) einzelne Populationen wenigstens teilweise voneinander unterscheiden können, zeigen wiederum Untersuchungen an *D. pseudoobscura*. Der heterotische Effekt in den Konstellationen *AB, AC* und *BC* geht verloren, wenn Angehörige verschiedener, räumlich weit getrennter Populationen miteinander gekreuzt und dann durch einige Generationen weitergezüchtet werden. Der Restgenotypus (genic background) muß also dem System der komplementären Vitalitätsgene coaptiert sein.

Der mit hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmende homozygotische Anlagenbestand einer Sippe oder Art trägt in sich in einem weiteren Sinn Präadaptationen für die weitere phylogenetische Entwicklung. Durch diesen Anlagenbestand ist nicht ein Einzelindividuum neuen Bedingungen besser präadaptiert als ein anderes, vielmehr ist das Kollektiv der Träger eines Genotyps, der die weitere Evolution der betreffenden Form im Sinne eines

Trends mit großer Wahrscheinlichkeit in einige wenige bestimmte Richtungen weist. REMANE, mit dem ich einmal Gelegenheit hatte, diesen Punkt zu diskutieren, schlug vor, hierfür die Bezeichnung „Prädisposition" zu verwenden. Prädisponiert in dem hier aufgezeigten Sinn ist eine bestimmte systematische Einheit etwa zum Übergang zum Höhlenleben oder zum Parasitismus usw. Es wäre also die Reaktionsnorm der Spezies, die die weitere phylogenetische Entwicklung gleichsam kanalisiert. Auf der Basis dieser erblich bedingten Prädisposition wird es leicht verständlich, daß in bestimmten systematischen Einheiten, Arten, Gattungen usw. polytop und polychron die Evolution in paralleler Weise weitergeführt wird. So könnte Parasitismus, worauf OSCHE (1955) hingewiesen hat, mehrfach in einem engeren Verwandtschaftskreis bei saprobionten Nematoden entstanden sein.

Die Absicherung eines bestimmten Genotyps durch eine große Zahl von homozygot vorhandenen Genen sichert nicht nur für die weitere Entwicklung die Verfolgung bestimmter Trends zu, sie ist außerdem ein Mittel, durch das die Irreversibilität der Phylogenese garantiert wird. Ein einziges Gen kann zwar rückmutieren. Da aber jedes einzelne Gen einem polygenen System angehört und zudem mindestens in vielen Fällen pleiotrope Wirkungen entfaltet, stellt der Genotypus ein integriertes morphogenetisches System dar, das nur dann noch voll reversibel sein würde, wenn die in diesem System und seinen einzelnen Komponenten zusammenarbeitenden Gene in der umgekehrten Reihenfolge ihrer Entstehung rückmutierten. Daß dies einträte, ist ganz unwahrscheinlich, zumal durch andere Mutationsvorgänge der Genotypus bereits wieder weiterhin verändert sein wird.

Hinzutritt neuer Gene in einen morphogenetischen Komplex kann zur Gensubstitution führen, d. h., bestimmte Gene werden in ihrer Wirkung durch zu ihnen nichtallele ersetzt. Andererseits kann die Hineinnahme neuer Gene in ein solches System ein Merkmal polygener absichern, als dies beim Vorfahren der Fall war, oder auch dieses Merkmal im Sinne der bereits vorhandenen Prädisposition weiterführen (KOSSWIG 1947). Sogenannte orthogenetische Entwicklung ist also vom Gesichtspunkt des Genetikers durchaus nicht an irgendwelche mystischen Faktoren geknüpft, sondern die Folge wohl übersehbarer genetischer Mechanismen. Ohne daß der zufällige Charakter der Mutationen irgendwie in Zweifel gezogen werden brauchte, erkennen wir die Mechanismen, die zur Schaffung von speziellen Präadaptationen für selbst unnatürliche Außenbedingungen, wie es die Insektizide sind, führen können und die andererseits die Schaffung von allgemeinen Prädispositionen ermöglichen, der Evolution also für eine bestimmte Entwicklungsrichtung eine besondere Wahrscheinlichkeit geben.

In der bisherigen Betrachtung gingen wir vom Genotypus einzelner Individuen oder eines Kollektivs, dem gene-pool aus, benutzten also das Merkmal nur als einen Indikator zur Messung von Genfrequenzen. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß auch dem Phänotypus präadaptative Bedeutung zukommen kann. Vererbt wird bekanntlich auf Grund einer bestimmten Genkombination jeweils eine bestimmte Reaktionsnorm, so daß bei gleichem

Genotyp je nach den [illegible]ngen zwei oder mehr Phänotypen möglich sind. In einer g[illegible]i[illegible]spielen kann immer wieder aufgezeigt werden, daß der Phä[illegible]pus in wahrnehmbarer Weise für das Individuum Anpassungswert trägt. Die Zahl der Beispiele aus dem Pflanzen- wie aus dem Tierreich, hierfür ist Legion. Erinnert sei nur an den alpinen Habitus vieler Pflanzen, der offensichtlich nur durch die besonderen Umweltbedingungen in großen Höhen hervorgerufen wird, während Pflanzen des gleichen Klons im Flachland ganz anders aussehen; vielleicht kann auch die experimentelle Beeinflußbarkeit eines sich entwickelnden Individuums im Sinne der sich in den ökologischen Regeln äußernden genetischen Gesetzmäßigkeiten hier angeführt werden. Man kann sich nun vorstellen, daß unter dem Deckmantel eines adaptiv wertvollen Modifikats sich ein zufällig im gleichen Sinne wirkendes Mutat erhält und in der Population ausbreitet. Wir hätten es in diesem Fall nicht mit einem lamarckistischen Evolutionsprinzip zu tun, sondern mit dem nach BALDWIN benannten Effekt. Untersuchungen über umwelt- und genbedingte Geschlechtsrealisation liefern eindrucksvolle Modelle dafür, wie man sich das Wirken des BALDWIN-Effekts vorstellen kann. Untersuchungen von WADDINGTON (1953, 1958, 1961) müssen an dieser Stelle erwähnt werden. Puppen von *Drosophila* wurden einem Temperaturschock von 40 °C ausgesetzt und dadurch auf den Flügeln eine Phänokopie zu dem bekannten Mutat *crossveinless* ausgelöst. Nach einer entsprechenden Behandlung während 3 Generationen wurden von der 4. Generation an einige Individuen entdeckt, die ohne dem Temperaturschock ausgesetzt gewesen zu sein, den Charakter *crossveinless* im Phänotypus zeigten. WADDINGTON bezeichnet diesen Prozeß als „genetische Assimilation". Ähnliche Ergebnisse hatte der gleiche Autor bei der Behandlung von normalen *Drosophilae* noch auf dem Eistadium, während 25 min in Ätherdampf. Dadurch entsteht eine Phänokopie zu dem Mutat *bithorax*. In der 8. und 9. Generation wurden Fliegen erhalten, die den Charakter *bithorax* auch ohne Ätherbehandlung zeigten. Für die Interpretation von WADDINGTONs Experimenten sind folgende Tatsachen wichtig: 1. Das „assimilierte" *crossveinless* ist nicht identisch mit dem Gen *cv*, vielmehr hat es offenbar eine polygene Grundlage. Es ist also nicht etwa der Locus $+cv$ in sein Mutat *cv* verändert worden, sondern andere Gene wurden durch Selektion summiert, die offenbar bereits in der Ausgangspopulation der sogenannten assimilierten Rasse vor Anwendung des Temperatur- oder Ätherschocks vorhanden waren. 2. Daß bei veränderten Umweltbedingungen ein veränderter Genotyp auftritt, ist eine allgemein bekannte Tatsache, die in diesem Falle nur dadurch zunächst befremdend wirkt, daß in den Experimenten von WADDINGTON Phänokopien zu wohlbekannten Mutaten auftraten. Die genotypische Stabilisierung in den sogenannten assimilierten Rassen jedoch beruht auf der zufälligen Kombination einer größeren Zahl von Mutaten unter dem Deckmantel der erzeugten Phänokopie.

STERN (1959) hat in einem vereinfachten Schema darauf hingewiesen, daß von 2 verschiedenen Genotypen in der einen Umwelt gleiche, in einer anderen ungleiche Phänotypen hervorgerufen werden können. Auf ein ver-

einfachtes Modell gebracht, könnte man sagen: *AA* erlaubt die Bildung einer Kallosität, ohne daß sie bei den wahrscheinlichen Umweltbedingungen entstehen müßte. *AA'* dagegen möge die Bildung einer solchen Kallosität erleichtern, die homozygote Kombination *A'A'* sie aber auch ohne Mitwirkung eines besonderen Faktors der Umwelt gestatten. Auch in diesem Beispiel kann also ein bestimmter Phänotyp von adaptiver Bedeutung bereits möglich sein, ohne daß seine Hervorrufbarkeit im Genotyp bereits „umweltunabhängig" festgelegt wäre. Diese ist erst das Ergebnis weiterer Mutation. Sowohl in WADDINGTONs Fällen wie auch in STERNs absichtlich vereinfachtem Beispiel stehen wir grundsätzlich vor der gleichen Situation wie im Fall des Erwerbs der Resistenz gegen Insektizide. Nur wird in den letzteren Beispielen die Situation entwicklungsphysiologisch maskiert.

Schrifttum

AKSIRAY, F., und W. VILLWOCK: Populationsdynamische Betrachtungen an Zahnkarpfen des südwest-anatolischen Aci-(Tüz-)Gölü. Zool. Anz. **168**, H. 3/4 (1962).

BAUR, E.: Untersuchungen über Faktormutationen. II. Die Häufigkeit von Faktormutation in verschiedenen Sippen von Antirrhinum majus. III. Über das gehäufte Vorkommen einer Faktormutation in einer bestimmten Sippe von Antirrhinum majus. Z. f. ind. Abst. u. Vererbl. **16** (1926) 252—258.

BIELZ, K.: Erbliche Resistenz gegen Insektizide, nach Untersuchungen an Dipteren. Entom. Mitt. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus. Hamburg **2** (1962) 233—341.

BROWN, A. W. A.: Past, present and future in insecticide-resistance of mosquitoes. Mosqu. News **20** (1960 a) 110—115.

BRUCE, W. N., und G. C. DECKER: Housefly tolerance for insecticides. Soap (N. Y.) **26** (1950) 122—125; 145—147.

CROW, J. P.: Genetics of insect restance to chemicals. Ann. Rev. Entomol. **2** (1957) 227 bis 246.

DAVIDSON, G.: Studies on insecticide restance in anopheline mosquitoes. Bull. Wld. Hlth. Org. **18** (1958 b) 579—621.

DOBZHANSKY, TH.: Adaptive changes induced by natural selection in wild populations of Drosophila. Evolution **1** (1947) 1—16.

HARRISON, C. M.: Genetical aspects of DDT-restance in the housefly. R. C. Ist. Sup. Sanità, Suppl. (1954) 235—252.

HEILBRONN, A., und C. KOSSWIG: Principia genetica. Verlag Paul Parey, Hamburg-Berlin (1960).

KOSSWIG, C.: Die phylogenetische Bedeutung der Polymerie der Gene. Compte rendu ann. et arch. Soc. Turque d. Sc. Phys. et Nat. Fasc. **13** (1947) 35—54.

— Phylogenetische Trends, genetisch betrachtet. Zool. Anz. **162** (1959) 208—221.

— Genetische Analyse stammesgeschichtlicher Einheiten. Verhandlg. Deutsche Zool. Ges. Münster/Westf. (1959) 42—73.

LAVEN, H.: Reziprok unterschiedliche Kreuzbarkeit von Stechmücken (Culicidae) und ihre Deutung als plasmatische Vererbung. Z. f. ind. Abst. u. Vererbl. **85** (1953) 118—136.

LÜERS, H.: Untersuchung zur Frage der Mutagenität des Kontaktinsektizids DDT an *Drosophila melanogaster*. Naturwissenschaften **40** (1953) 293.

MICKS, D. W.: Insecticide-restance. A review of developments in 1958 and 1959. Bull. Wld. Hlth. Org. **22** (1960) 519—529.

MÜNZING, J.: Biologie, Variabilität u. Genetik von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces). Untersuchungen im Elbegebiet. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiologie **44** (1959) 317 bis 382.

Osche, G.: Die Präadaptation freilebender Nematoden an den Parasitismus. Verhandlg. Deutsche Zool. Ges. Erlangen (1955) 391—397.

Quartermann, K. D., und H. F. Schoof: The status of insecticide resistance in arthropods of public health importance in 1956. Amer. J. trop. Med. Hyg. **7** (1958) 74—83.

Stern, C.: Variation and hereditary transmission. Proc. Amer. Phil. Soc. **103** (1959) 183—189.

Tsukamoto, M., M. Ogaki und H. Kikkawa: Genetical analysis of resistance to insecticides in *Drosophila melanogaster*. Proc. Int. Genetics Symp. (Cytologia) (1956) 442—444.

Villwock, W.: Weitere genetische Untersuchungen zur Frage der Verwandtschaftsbeziehungen anatolischer Zahnkarpfen. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. **56** (1958) 81—152.

Waddington, C. H.: Genetic assimilation of an acquired character. Evolution **7** (1953 a) 118—126.

— The Baldwin effect, genetic assimilation and homeostasis. Evolution **7** (1953 b) 386 bis 387.

— Inheritance of acquired characters. Proc. Linnean Soc. London, **169** (1958 a) 54—61.

— Genetic Assimilation. Advances in Genetics. Ac. Press New York u. London **10** (1961) 257—293.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

Das Praeadaptationsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution

Von

Günther Osche[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 5. Februar 1962)

Jeder Organismus weist mit der Fülle seiner „Eigenschaften" (seien es morphologische, physiologische, ethologische oder andere) mehr oder minder enge Beziehungen zu seiner Umwelt und der dort geübten Lebensweise auf. Er ist an die Erfordernisse seines Lebensraumes und die Funktionen, die er in diesem Raum erfüllt, oft in erstaunlicher Weise angepaßt. Obgleich ein Organismus sicher mehr ist als die Summe seiner Adaptationen, lassen sich doch aus der „Gestalt" (= Holomorphe) eines Tieres vielfach recht weitgehende Rückschlüsse auf dessen Lebensweise und Lebensraum ziehen, was die Aufstellung von „Lebensformtypen" (Remane) gestattet. Einen Organismus bar aller Adaptationen und damit Spezialisationen kann es nicht geben, nur als Abstractum einer „Typus"-Konstruktion (etwa im Sinne der Goetheschen Urpflanze) ist er „denkbar", lebensfähig in einem gegebenen Biotop wäre ein solcher „Null-Wert-Ahne" (Remane 1948) nicht. Selbst die unspe-

[1] Dr. Günther Osche, Erlangen, Zoologisches Institut d. Universität.

zialisierten Formen an der Basis von Stammesreihen müssen daher über eine Anzahl von Adaptationen verfügen, um eine Existenzmöglichkeit zu haben. Dieses Eingepaßtsein der Organismen kommt durch die Wirkung der Selektion in einer steten Auseinandersetzung zwischen Organismus und Umwelt zustande. Der Erwerb immer neuer Adaptationen und Funktionen durch die Organismen in einer sich wandelnden Umwelt stellt daher einen der wesentlichen Vorgänge des Evolutionsgeschehens dar. Konstanz der Umweltverhältnisse und Umweltbeziehungen führt zum Stillstand der Evolution. Die in über erdgeschichtlich lange Zeiträume konstanten Biotopen lebenden Organismen paßten sich durch ständig auftretende Mutationen quasi „schrittweise" immer weiter den dort herrschenden Verhältnissen an, ein Vorgang, den man allgemein Adaptation oder genauer (hier zur klareren Abtrennung im Anschluß an viele Autoren) Postadaptation genannt hat, weil er sich „in situ", d. h. nach der Besiedelung des Raumes abspielte. Schließlich wird bei Konstanz der Umweltverhältnisse ein Maximum an Anpassung (ein „Klimax-Stadium") erreicht, die Selektion verhindert nur noch ein „Ausbrechen" aus diesem Zustand (= „centripetale Selektion" nach SIMPSON 1953) und der evolutive Wandel der betreffenden Form kommt nahezu zum Stillstand („bradytelische Evolution" nach SIMPSON).

Als Folge eines solchen Geschehens resultieren die bekannten „Dauertypen", die wie *Lingula, Sphenodon, Limulus, Neopilina, Latimeria* u. a. seit vielen Jahrmillionen nahezu unverändert geblieben sind.

Verändert sich die Umwelt jedoch langsam und kontinuierlich, so vermag eine Population durch kleine Mutationen Schritt zu halten und sich gleitend den jeweils nur leicht veränderten Erfordernissen durch „Postadaptation" anzupassen. Es kommt dann zu einem kontinuierlichen Wandel der Population (= „phyletische Evolution" nach SIMPSON 1953) infolge „linearer Selektion" (SIMPSON 1953). Gelingt es der Population dagegen nicht, den sich wandelnden Verhältnissen anzupassen, dann stirbt sie aus.

Postadaptation (oder „allgemeine Adaptation" oder „direkte Anpassung") bedeutet also zunehmende, direkte Anpassung an einen bereits besiedelten Raum oder an eine bereits geübte Funktion im Laufe der Evolution.

„Eruptive Phasen" in der Evolution der Organismen, „Virenzperioden", die relativ rasch zur Herausbildung neuer „Typen" führen (transspezifische Evolution nach RENSCH 1947) treten dagegen dann auf, wenn entweder der Lebensraum relativ abrupt einschneidende Veränderungen erfährt (sicher seltener und dann meist zum Aussterben führend), oder wenn Organismengruppen sich anschicken, neue Lebensräume (bereits praeexistente oder neu sich bietende) zu erobern, eine neue „adaptive Zone" zu erreichen oder neue Funktionen auszubilden. Es kommt dann zur Erscheinung der „Quanten-Evolution" (SIMPSON 1953) mit adaptiver Radiation infolge „centrifugaler Selektion" (SIMSON 1953).

Diese unmittelbare Korrelation zwischen Organismus und Umwelt in ihrer Bedeutung für die Evolution bringt klar die Formulierung PARRs (1926)

zum Ausdruck, welcher von realen und prospektiven Funktionen der Organismen und der Umwelt spricht. „Die prospektiven Funktionen der Organismen sind die, die sie in jeder Umwelt haben können, die prospektiven Funktionen der Umwelt sind die, die in ihr für jeden Organismus möglich sind. Reale Funktionen sind die, die in einem gemeinsamen Bereich oder in der Überdeckungszone prospektiver Funktionen vorhandener Organismen einerseits und besetzter Umwelten andererseits eingeschlossen sind" (SIMPSON 1951, p. 257).

Um neue Lebensräume besiedeln oder neue Funktionen erwerben zu können, muß ein Organismus bereits über eine Reihe von Eigenschaften verfügen, die ihn erst einmal „Fuß fassen" lassen und ihm wenigstens „schlecht und recht" eine Existenz unter den veränderten Bedingungen ermöglichen. Diese Eigenschaften bieten gewissermaßen die Voraussetzungen für den „Start" neuer Postadaptationen, die wegen des dann hohen Selektionsdruckes relativ rasch erfolgen müssen und so zu einer Beschleunigung des Evolutionstempos (= tachytelische Evolution nach SIMPSON 1953) führen. Solche bereits vor dem Einsetzen der neuen Selektionskräfte vorhandenen, für den neuen Lebensraum oder die neue Funktion jedoch nötige Eigenschaften werden allgemein im Anschluß an CUÉNOT (1911, 1921, 1932, fußend auf DAVENPORT 1903) Praeadaptationen genannt.

In diesem Sinne und für diesen Bereich des Evolutionsgeschehens wird der Begriff Praeadaptation am meisten verwendet, hier herrscht über seine Berechtigung weitgehend Einigkeit, wofür einige Zitate zeugen mögen. „Nach CUÉNOT erfolgt die Eroberung neuer Räume durch solche Formen, die noch unter anderen ökologischen Bedingungen lebend, bereits neuartigen Verhältnissen im voraus zufällig angepaßt sind" (KOSSWIG 1948, p. 179). „Erblich bedingte Präadaptationen einer Art ermöglichen die Eroberung neuer Biotope oder den Übergang zu andersartiger Lebensweise" (KOSSWIG 1960, p. 39). „Ausgelöst wird eine Spezialisationsentwicklung durch eine besondere Umweltkonstellation, ermöglicht wird sie durch eine vorhandene Praeadaptation, vollendet wird sie durch Selektion geeigneter Varianten" (REMANE 1959). „The niche so occupied may be one newly appearing and the group may have been ‚preadapted' for occupancy" (ROMER 1960). „Virenzen ... entstehen offensichtlich, wenn eine Form ein adaptives Plateau erklommen hat oder einen nicht von Konkurrenten besetzten Lebensraum erreicht, für das der betreffende Typus praeadaptiv ist ..." (HEBERER 1957, p. 885).

Wie so viele Begriffe der Biologie hat jedoch auch der Praeadaptationsbegriff verschiedene Auslegungen gefunden und kommt heute für zum Teil recht unterschiedliche Bereiche des Evolutions- und Adaptationsgeschehens zur Anwendung. Die älteste Auffassung CUÉNOTs, daß durch Mutation zufällig entstandene Organismentypen zunächst nicht mehr im Gleichgewicht mit ihrer alten Umwelt sind und nun eine neue aufsuchen, an die sie praeadaptiert sind, ist wohl doch etwas zu einfach gesehen und wird in dieser Form kaum mehr diskutiert, wenngleich sie SIMPSON (1951, p. 111) noch zitiert und sich RABAUD (1942, p. 68) noch dagegen wendet. Dennoch herrscht

auch heute an verschiedenen Auffassungen über das Praeadaptationsphänomen kein Mangel. Je nachdem, in welcher Sicht das Phänomen untersucht wurde, kommen daher auch recht unterschiedliche Beurteilungen zustande. So gewinnt es nach KOSSWIG (1960 b) „. . . mehr und mehr Wahrscheinlichkeit, daß Praeadaptationen von entscheidender Bedeutung für die Evolution sind. . .“ und nach HUXLEY (1948, p. 457) „. . . preadaptation of various kinds has clearly played a not inconsiderable role in evolution“. SIMPSON (1951, p. 288) betont, daß der von ihm „Quanten-Evolution“ bezeichnete Modus „. . .die Praeadaptation als ein notwendiges Element enthält“. BOCK (1959, p. 200) spricht von dem „. . .important, but highly controversial subject of preadaptation“, während STARCK (1959, p. 49) das Phänomen der Praeadaptation für noch „umstritten“ hält. DOBZHANSKY (1958, p. 380) dagegen, der die Praeadaptation allein in ihrer engsten Auslegung zu sehen scheint (s. u.), kommt zu einem völlig negativen Urteil, nennt „. . .das Ganze einen Streit um Worte. . .“ und zieht den Schluß „Praeadaptation ist ein wertloser Begriff, wenn man darunter etwas anderes versteht als Anpassung“.

Diese so unterschiedliche Beurteilung, wie sie aus den wenigen zitierten Stimmen zum Ausdruck kommt, überrascht weniger, wenn man sieht, welch heterogene Fakten unter dem Begriff Praeadaptation vereint worden sind und wie viele Seiten das Phänomen heute bietet. Festzustellen bleibt jedoch schon hier, daß das Praeadaptationsphänomen in phylogenetischen Erörterungen der letzten Zeit eine große Rolle gespielt hat und entsprechend von KOSSWIG (1948, 1960), HUXLEY (1948), CARTER (1951), SIMPSON (1951 u. 1953), BOCK (1959) u. a. ausführlich diskutiert wird.

Ehe im folgenden versucht werden soll, die verschiedenen Seiten des Praeadaptationsphänomens zu beleuchten, sei nicht verschwiegen, daß vielen Forschern schon die Wortbildung an sich nicht zusagt, vielleicht weil sie abwegige Assoziationen zuläßt. Sowohl HUXLEY (1948) als auch REMANE (1961) möchten daher lieber von „Praedisposition“ sprechen, SIMPSON (1953) zieht die Bezeichnung „prospektive Adaptation“ vor, auch von „passiver Adaptation“ hat man gesprochen (HUXLEY 1948). Meiner Meinung nach ergeben sich auch bei Beibehaltung des Wortes „Praeadaptation“ keine Schwierigkeiten, wenn man sich bewußt bleibt, daß „. . .Praeadaptation keinen mystischen Zug im Sinne von Praedestination bedeutet“ (KOSSWIG 1960, p. 510).

Wir betonten schon, daß das Praeadaptationsphänomen verschiedene Seiten hat, so daß auch die wenigen Versuche einer Definition des Begriffes je nach dem Standpunkt des betreffenden Forschers z. T. sehr unterschiedlich ausgefallen sind. CUÉNOT stellte schon 1911 (p. 415) fest „. . .que les caractéristiques ou adaptations particulières d'une certaine association faunique se retrouvaient chez des animaux du milieu plus voisin, à l'état des caractères préadaptifs ou prophétiques, qui ne leur sont pas visiblement utiles ou du moins dépassent leurs besoins. . .“. Ziemlich weitgehend und allgemein formuliert SIMPSON (1951, p. 260) „Praeadaptation ist die Existenz einer prospektiven Funktion vor ihrer Realisation“. Ebenfalls weit

gesteckt ist der Rahmen, den KOSSWIG (1960, p. 510) dem Phänomen gibt, wenn er schreibt „Praeadaptation heißt Vorhandensein von bestimmten Potenzen beim Vorfahren, die sich aus dessen Morphologie, Biologie und Ethologie ableiten lassen". Mehr auf den Effekt, den Wechsel des Lebensraumes oder den Erwerb neuer Funktionen bezogen sind Definitionen, wie die von HUXLEY (1948, p. 419) „. . .preadaptations fitting an organismus for a different environment or mode of life from the outset. . ." oder von MAYR, LINSLEY und USINGER (1953, p. 314), die unter Praeadaptation „fitness for an environment which the organism does not occupy, or an environmental relationship which it does not maintain, at the time when the adaptation appears". Mehr die genetische Seite des Praeadaptationsphänomens klingt im nächsten Satz der eben zitierten Definition an, wenn einschränkend betont wird „. . .usually applied to a new caracteristic, arising by mutation". Schließlich direkt auf die genetische Grundlage bezogen ist die Formulierung von RIEGER und MICHAELIS (1958), nach der „Praeadaptation das Vermögen bestimmter Genotypen bedeutet, sich veränderten Umweltbedingungen sofort durch ‚prospektive' Potenzen anpassen zu können. Derartige Potenzen stellen Gene bzw. Merkmale dar. . .". Ganz auf das Morphologisch-Strukturelle und Funktionelle bezogen ist schließlich die Definition von BOCK (1959, p. 201): „A structure is said to be preadapted for a new function if its present form which enables it to discharge its original function also enables it to assume the new function whenever need for this function arises."

Hiermit sei die Zusammenstellung von „Definitionen" des Praeadaptationsbegriffes abgeschlossen, zeigen doch schon diese relativ wenigen Zitate, wie vielschichtig das Phänomen sich darbietet und wie verschieden die Akzente gesetzt werden können. Eine allen Seiten gerecht werdende „Definition" kann daher nur sehr allgemein gehalten werden und ließe sich vielleicht so formulieren: Praeadaptationen sind Eigenschaften (im weitesten Sinne) eines Organismus, die für noch nicht realisierte Situationen oder Funktionen (wieder im weitesten Sinne) Adaptationswert besitzen.

Feststellen lassen sich Praeadaptationen meist nur „ex post factum" (SIMPSON 1953). Erst wenn die neue Funktion bereits geübt wird, kann man rückschauend die dafür nötigen Praeadaptationen analysieren. Voraussehen, welche Möglichkeiten noch unrealisiert in einem Organismus stecken, läßt sich meist nicht. THEILHARD DE CHARDIN (1959, p. 103) sagt in einem ähnlichen Zusammenhang: „Auf keinem Gebiet unterscheiden wir das wirklich Neue, das um uns zu keimen beginnt, sogleich einfach deshalb, weil wir schon seine künftige Entfaltung kennen müßten, um es in seinen Anfängen zu bemerken."

Die von uns oben gegebene „Definition" beinhaltet nur die nötigsten, allgemein anerkannten Aussagen des Praeadaptationsbegriffes. Sie besagt nichts über die Art der Entstehung der „Eigenschaften" oder deren Charakter und nichts über deren eventuell vorhandene oder fehlende Bedeutung im alten „Funktionskreis". Darüber gehen bereits die Meinungen der Autoren z. T. beträchtlich auseinander.

Praeadaptation ist in seiner allgemeinen Form ein Begriff aus der und für die Evolutionsforschung, aus einer Forschungsrichtung also, die es mit einem äußerst komplexen Geschehen zu tun hat, an dem morphologische, funktionelle, physiologische, ethologische, ökologische u. a. Bezüge der Organismen zusammenwirken. All diese Bezüge sind im Evolutionsgeschehen gleichzeitig gegeben, also als Komplex wirksam und dürfen auch für eine Analyse nur vorsichtig und nicht zu weitgehend isoliert werden. Dennoch haben die meisten mit dem Praeadaptationsphänomen operierenden Arbeiten entweder einen bevorzugt biologisch-ökologischen oder einen bevorzugt morphologisch-funktionellen Aspekt. Fast immer, wenn auch meist nicht besonders erwähnt oder analysiert, spielt für das Evolutionsgeschehen auch das Verhalten der Tiere eine entscheidende Rolle und zeigt entsprechend auch oft erstaunliche Adaptationen im Hinblick auf die Beziehungen eines Tieres zu seinem Lebensraum. Gerade im Zusammenhang mit der Praeadaptation muß betont werden, daß der Abwandlung von Funktion und Struktur häufig ein Wechsel im Verhalten vorausgeht, was auch die später zu diskutierenden Beispiele erkennen lassen. (Diskussion dieser Fragen aus dem Bereich der Ethologie siehe bei ROE and SIMPSON 1958, WICKLER 1959 und WICKLER 1961.)

VON WAHLERT (1954) sieht „die Bedeutung von Verhaltensmutationen für die Evolution" vor allem darin „. . ., daß das Tier seine Einstellung zur Umgebung und seine Umwelt ändert. . ." und somit neue Elemente in seinen Lebensraum einbezieht. Solche Verhaltensmutanten sind natürlich nur lebensfähig, wenn die betreffenden Organismen „. . .für die neue Umwelt schon morphologisch und physiologisch praeadaptiert sind" (VON WAHLERT 1954).

1. Der morphologisch-funktionelle Bereich des Praeadaptationsphänomens

ist in jüngster Zeit von BOCK (1959) ausführlicher dargestellt und kritisch durchleuchtet worden, so daß ich mich hier kurz fassen kann, zumal sich in den folgenden Abschnitten noch vielfach Anknüpfungspunkte ergeben.

Es geht in diesem Bereich um die alte Frage nach dem Primat von Form oder Funktion und um die Bedeutung der Selektion in diesem Zusammenhang.

Selbstverständlich kann die Selektion an einer Struktur erst angreifen und sie (postadaptiv) umgestalten, wenn diese Struktur bereits existiert und eine Funktion ausübt, und selbstverständlich muß eine nötig werdende Funktion auf eine bereits gegebene Struktur zurückgreifen können. Sehr richtig betont SCHINDEWOLF (1950, p. 368), daß „. . .der Gebrauch keine neuen Organe schafft, da die Ausübung einer Funktion an eine materielle Organgrundlage gebunden ist, also die Praeexistenz des betreffenden Organs voraussetzt". Von Praeadaptation kann in diesem Bereich deshalb gesprochen werden, weil Organe oder Strukturen nicht nur Hauptfunktionen haben, sondern auch Nebenfunktionen besitzen oder im Laufe der Evolution „erwerben" können, die schließlich zur alleinigen Funktion werden können. So

gesehen deckt sich der Praeadaptationsbegriff völlig mit dem Begriff „Funktionswechsel", und in diesem Sinne erklärt auch Bock (1959, p. 200) beide für identisch. Diese Seite des Praeadaptationsphänomens möchte Huxley (1948, p. 452) lieber als „Praedisposition" bezeichnet sehen.

Da die allermeisten „neuen Strukturen" durch Umwandlung alter „praeadaptierter" Strukturen im Laufe der Evolution entstehen, ist in diesem Bereich „Praeadaptation" als ein universeller, unabdingbarer Faktor zu fordern, eine Konsequenz, die zum Teil Simpson (1953) und vollkommen Bock (1959, p. 200) für gegeben erachten. „No adaptation is possible without some grade of pre-adaptation in the structure to be adaptet" ist der entsprechende Schluß, zu dem Carter (1951, p. 275) kommt.

In überzeugender Weise legte Bock (1959) am Beispiel der Umbildung des Kiefergelenkes bei den therapsiden Reptilien (in Analogie zu seinen Untersuchungen am Vogelschädel) dar, daß die im Zusammenhang mit der Differenzierung der Zähne stehende Änderung der Ernährungsgrundlage einen „kräftigeren Biß" erforderlich machte, so daß eine neue „Selektionskraft" wirksam wurde, die zu einer zunehmenden Vergrößerung des Unterkiefer-Coronoidfortsatzes führte, da so der Temporalismuskulatur bessere Ansatzmöglichkeiten geboten wurden. Im Laufe der Evolution hat dieser Coronoidfortsatz daher durch Postadaptation mehr und mehr an Größe zugenommen, bis er schließlich gegen das Squamosum stieß und so die Herausbildung des neuen squamosodentalen Kiefergelenkes ermöglichte. Dieses funktionierte bei dem fossilen *Diarthrognathus* nach Crompton noch neben dem alten Quadrato-Articulargelenk, ebenso wie es dies bei den rezenten Marsupialiern kurzfristig noch postnatal tut, bis schließlich die Ablösung des primären durch das sekundäre Kiefergelenk erfolgt (siehe Starck 1959). Dadurch wurden Articulare und Quadratum „frei" und konnten so zu Ohrknöchelchen umgestaltet werden.

Zwei der wichtigsten diagnostischen Eigenschaften der Mammalia sind demnach „only a byproduct" einer Reihe von Umwandlungen der Kieferregion infolge einer Änderung der Art des Nahrungserwerbes (Bock 1959, p. 199). Entscheidend ist nach Bock, daß die langsame Umformung des Unterkiefers durch Postadaptation schließlich zu einem praeadaptiven Zustand führte (Anschluß an das Squamosum), der sofort die Übernahme der neuen Funktion (sekundäres Kiefergelenk) gestattete, ohne daß dazu weitere Mutationen nötig gewesen wären. Der weitere Ausbau der neuen Funktion geschieht bereits unter dem Einfluß der neuen Selektionskräfte und gehört daher schon zur Postadaptation. Solche „Funktionswechsel" können sich demnach ohne jeglich erbliche Änderung abspielen. „The actual ‚origin' of the new structure, which can be defined as the acquisition of the new function by the preadapted structure, was not accompanied by a genetical change" (Bock 1959, p. 203).

Für die in den folgenden Abschnitten anzustellenden Überlegungen möchte ich zusammenfassend an diesem Beispiel hervorheben, daß die langsame und stufenweise Vergrößerung des Coronoidfortsatzes

(mit jedem Schritt der Muskulatur bessere Ansatzpunkte bietend und daher immer selektionspositiv) quasi „zufällig" zu einem Kontakt Dentale — Squamosum führte, während ohne diesen „selektionistischen Umweg" ein solcher Kontakt wohl kaum zustande gekommen wäre. Dieser „Zufallsbezug" wird uns später in anderem Zusammenhang noch beschäftigen. Die Frage nach dem Primat von Form oder Funktion löst sich für diesen Fall dahingehend auf, daß im Hinblick auf das Anwachsen des Coronoidfortsatzes die Funktion (sie bestimmt die Selektion) vor die Form, im Hinblick auf die ersten Anfänge eines sekundären Kiefergelenkes dagegen die (praeadaptierte) Form (sie erlaubt erst die neue Funktion) vor die Funktion zu stellen ist.

Daß sich selbst differenzierte „Strukturen" als Nebenprodukte, ja z. T. sogar selektionsneutrale Nebenprodukte bestimmter Postadaptationen einstellen können und so einer neuen Selektionskraft erst Ansatzpunkte liefern, demonstriert aus dem Bereich der Mimikry die im oberen Jura lebende Orthoptere *Cyrtophyllites rogeri,* die eine erstaunliche Blattähnlichkeit aufweist, obwohl es im Jura noch gar keine Laubblätter gab (Heikertinger 1954). Später lebende, ähnlich gestaltete Insekten konnten von einer solchen Basis aus Blattmimikry entwickeln (siehe auch unten bei den Schloß-Schlüssel-Kombinaten).

2. Der ökologische Bereich des Praeadaptationsphänomens

wird am meisten diskutiert. Dennoch sind auch hier noch verschiedene „Auslegungen" des Begriffes möglich. Dies ergibt sich schon daraus, daß selbst der Begriff Adaptation nicht einheitlich gebraucht wird. Mayr, Linsley und Usinger (1953) verstehen unter Adaptation „the condition of showing fitness for a particular environment as applied to characteristics of a structure, function or entire organisme, also the process by which such fitness is acquired". Demnach kann man unter Adaptation sowohl einen „Zustand" als auch ein „Geschehen" verstehen.

Adaptation als „Zustand" läßt sich dabei wieder auf verschiedene Dimensionen beziehen. Man kann darunter a) die Anpassung einer Einzelstruktur oder Einzeleigenschaft an eine bestimmte „Funktion" verstehen (so z. B. die Abplattung der Haare am Schwimmbein eines Wasserinsekts), was u. U. durch einen Mutationsschritt entstehen kann, oder b) Anpassungen von Komplexstrukturen (z. B. Schwimmbein eines Wasserkäfers) oder gar ganzer Organismen (Anpassungen eines Insekts an das Wasserleben). Solche Komplexeigenschaften sind natürlich stets polyfaktoriell bestimmt.

Adaptation als „Geschehen" (oder „Vorgang") dagegen beruht im Evolutionsbereich wohl immer auf der Summation von Einzelmutationen und auf Kombination. Auf das Einzelindividuum bezogen gehört hierher auch die Modifikabilität, ein Bezug, den Cuénot (1951) lieber als „Akkomodation" bezeichnet wissen will.

Remanes (1961, p. 460) Ablehnung des Wortes Praeadaptation

(s. o.) beruht ebenfalls darauf, daß dieses „...ja einen Vorgang bezeichnet".

Bezieht man die Individuelle Modifikabilität in den Rahmen des Praeadaptationsphänomens mit ein, so ist jede noch nicht voll genutzte Variationsmöglichkeit einer breiteren Reaktionsnorm eines Organismus bereits eine Praeadaptation. In diesem Sinne spricht RENSCH (1954, p. 6) von den „praeadaptierten Modifikanten" und KOSSWIG (1959, p. 220) von der praeadaptiven Grundlage, die ein bestimmtes Modifikat zu bieten vermag. Da nur erbliche Eigenschaften in der Evolution Bedeutung erlangen können, bedarf es dann zufällig auftretender gleichsinniger Mutationen, die das Modifikat gewissermaßen fixieren, ein Phänomen, das die Genetiker als „BALDWIN-Effekt" bezeichnen (vgl. KOSSWIG 1960, p. 498, SIMPSON 1953). Hier nähern wir uns meiner Meinung nach einem „Grenzbereich" des Praeadaptationsphänomens, da es sich in den genannten Fällen streng genommen um die Einengung einer ursprünglich umfassenderen Potenz handelt, einen Vorgang also, der allgemein als Spezialisation bezeichnet wird (vgl. REMANE 1948). Wenn man z. B., wie CUÉNOT (1951, p. 430), in der Polyphagie eine Praeadaptation an den Wechsel der Ernährung mit folgender Monophagie sieht, dann heißt das nichts anderes, als daß das Unspezialisierte die Voraussetzung für das Spezialisierte ist, eine Feststellung, die keinen allzu großen Aussagewert hat.

Die mutative Praeadaptation

Bezieht man das Praeadaptationsphänomen auf kleinste Strukturen oder Eigenschaften, die durch eine einzige Mutation bedingt sein können, so hat man es mit dem Bereich der von HUXLEY so genannten „mutativen Praeadaptation" zu tun (HUXLEY 1948, p. 449).

Während in der Sicht BOCKS (1959, s. o.) das Praeadaptationsphänomen gänzlich auf Mutationen verzichten kann (s. o.), spielen solche in dem jetzt zu besprechenden Bereich natürlich die entscheidende Rolle. Nach MAYR, LINSLEY und USINGER (1953) wird der Begriff Praeadaptation sogar „...usually applied to a new characteristic arising by mutation". LÜERS (1960) spricht geradezu von „praeadaptierten Allelen". DOBZHANSKY (1958) hat bei seiner Ablehnung des Praeadaptationsbegriffes (s. o.) allein diese „mutativen Praeadaptationen" im Auge und scheint andere Seiten des Phänomens nicht zu berücksichtigen.

In der Tat ergeben sich gewisse begriffliche Schwierigkeiten, wenn man das Praeadaptationsphänomen auf Einzelmutationen bezieht und die Abgrenzung gegenüber den Postadaptationen wird oft nahezu unmöglich. Faßt man den Begriff Praeadaptation in diesem Zusammenhang sehr weit, so ist jede Mutation, die sich in einem gegebenen Lebensraum als selektionspositiv erweist, natürlich eine Praeadaptation, da Mutationen „...ganz ohne Rücksicht auf das Bedürfnis des Organismus und sein Angepaßtsein an die äußeren Verhältnisse..." entstehen (DOBZHANSKY 1958, p. 380). Bringt eine Mutation eine „Verbesserung", so geschieht dies zufällig, so daß also die Ent-

stehung (nicht die Ausbreitung in der Population) des Mutats ohne Einfluß der Selektion, als gewissermaßen praeadaptiv erfolgt. In dieser Sicht betrifft die Praeadaptationstheorie ein allgemeines Phänomen und ist dann nichts weiter als eine Widerlegung der LAMARCKschen Vorstellungen von der Vererbung erworbener Eigenschaften. In diesem Sinne wird das Phänomen z. B. auch von LÜERS (1960) benutzt.

Von den meisten Autoren werden die mutativen Praeadaptationen jedoch eingeschränkt auf solche Eigenschaften, die nicht adaptiv sind, wenn sie erscheinen, für eine andere Umwelt jedoch adaptiven Charakter haben (vgl. „Definition" von CUÉNOT 1911, s. o. S. 16). Das ist nach SIMPSON (1953) Praeadaptation im engsten Sinne. Auf diesen Bereich der „inadaptiven Merkmale" (beim Erscheinen) bezieht auch STARCK (1959, p. 49) das Praeadaptationsphänomen und hält es für möglich, daß „. . .mit einer Gruppe von morphologischen Merkmalen zu rechnen wäre, die nicht unter dem Einfluß einer Funktion entstehen, aber nachträglich mit Funktion gefüllt werden".

Beispiele für Mutanten, die im besiedelten Lebensraum selektionsneutral oder gar von negativem Selektionswert sind, für einen anderen Lebensraum jedoch bessere Eignung als die Ausgangsform aufweisen, finden sich im Zusammenhang mit der „mutativen Praeadaptation" häufig zitiert. So bespricht HUXLEY (1948) z. B. die Untersuchungen von GARNER und ALLARD (1920) an einer Mutante des Tabaks, die am Ort ihrer Entstehung (Washington) nicht blühte, jedoch bei reduzierter Tageslänge (nur 12 Stunden) zur Blüte kam und reichlicher Samen produzierte. HUXLEY sieht darin eine Praeadaptation an Kurztagsbedingungen, wie sie in den Tropen herrschen. Auch die von BANTA und WOOD (1928) beschriebene *Daphnia*-Mutante, deren Temperaturoptimum um 6 bis 8 °C über dem der „Stammform" lag, wird als an wärmere Gewässer „potentially adapted" angesehen. Derartige Beispiele lassen sich beliebig vermehren. Inwieweit solche Praeadaptationen für die Evolution von größerer Bedeutung sind, ist noch schwer abzuschätzen. Mutationen betreffen immer nur Einzelindividuen, von Bedeutung für die Evolution sind jedoch nicht die Einzelindividuen, sondern Populationen. „Erst dann, wenn das Mutat in den gene-pool der Population einging, gewinnt es für deren weitere Entwicklung (phylogenetische) Bedeutung" (KOSSWIG 1960 b, p. 34). Nun sind es in der Anlaufzeit eines jeden (auch positiven) Mutats „. . . in erster Linie Faktoren des Zufalls, die über Erhaltung oder Verlust des Mutats entscheiden" (KOSSWIG 1960 b, p. 34), jedoch hat es ein inadaptives Mutat sicher ungleich schwerer in den gene-pool einzugehen als ein adaptives. Auf jeden Fall, und das betont auch SIMPSON (1953), muß die inadaptive Phase, während der solche Mutationen durch Zufall fixiert werden müßten, sehr kurz sein. Günstiger liegen die Dinge, wenn die inadaptive Eigenschaft bei Polyphaenie des zugrunde liegenden Gens als „Nebenprodukt" anderer, positiver Eigenschaften angesehen werden kann. Die Praeadaptation wäre dann das Begleitphänomen einer durch Selektion gesteuerten postadaptiv erworbenen Eigenschaft.

Inadaptive Merkmale können auch rudimentäre Organe sein (STARCK 1959), die dank ihrer früheren Bedeutung meist allen Individuen einer Population zukommen und so von vornherein genügend verbreitet sind. Solche Rudimente können natürlich auch die „praeadaptive Basis" für neue Funktionen abgeben. (Man denke in diesem Zusammenhang an die durch die Ausbildung des sek. Kiefergelenkes frei und „rudimentär" gewordenen Articulare und Quadratum, als Basis für die Ausbildung der Gehörknöchelchen.) In diesen Fällen handelt es sich jedoch stets um polyfaktoriell bedingte Komplexcharaktere, die daher nicht in den Bereich der „mutativen Praeadaptation" gehören. Bei dieser kann es sich, entsprechend dem meist geringen phaenischen Effekt einer einzelnen Mutation immer nur um recht einfache Charaktere und geringfügige Änderungen handeln, die für sich allein keinen allzu einschneidenden Wandel der „Potenzen" einer Art bewirken können. Gerade zur Erklärung „größerer Schritte" in der Evolution hat man jedoch das Praeadaptationsphänomen herangezogen, und so will es auch HUXLEY (1948, p. 452) aufgefaßt wassen, wenn er schreibt: „In general, when the origin of a successful new form is do solely or mainly to a single large step we speak of mutational praeadaptation, but when a new form arises by a series of small and in general imperceptible stages, we speak of adaptation in the accepted Darwinian sense" (letztere entspräche der „Postadaptation"). HUXLEY hat also „größere Mutationsschritte" im Auge, wie sie in etwa GOLDSCHMIDT (1940) als „systemic mutations" postulierte, Mutationen, die mit einem Sprung zu „hopeful monsters" führen sollen. Abgesehen davon, daß solchen „Systemmutationen" von den meisten Genetikern keine phylogenetische Bedeutung zuerkannt wird, weil durch sie wohl nur ziemlich „hoffnungslose Monstren" entstehen könnten, bleibt auch für solche Großmutate zu fordern, daß sie erst in den gene-pool der Population eingehen müssen, um evolutiv wirksam werden zu können, was gerade wegen der solchen Mutationen zugeschriebenen großen phaenischen Effekte wohl kaum gelingt, zumal letztere im alten Lebensraum zumindest selektionsneutral sein müßten, wenn man sie in diesem Sinne der „mutativen Praeadaptation" zurechnen wollte. Die einzigen „Großmutationen", die man bislang kennt und mit einem gewissen Recht dem Praeadaptationsphänomen zuordnen könnte, sind die Polyploidisierungen bei Pflanzen. Wie REESE (1961) betont, weisen die Polyploiden auf Grund ihrer erhöhten Artvariabilität eine bessere Besiedlungsfähigkeit (von Neuland) auf als die diploiden Formen, was sich darin zeigt, daß „...je jünger die Flora, um so höher der Anteil an Polyploiden ist" (REESE 1961).

Zusammenfassend läßt sich über die „mutative Praeadaptation" (im Sinne HUXLEYS) sagen, daß hier äußerst interessante Phänomene vorliegen, zumal sie dem Experimentalphylogenetiker zugänglich sind, daß jedoch entweder eine klare Abgrenzung gegenüber den Postadaptationen große Schwierigkeiten macht, oder aber die Fixierung der nicht adaptiven Eigenschaften im gene-pool der Population nicht leicht zu erklären ist.

Anders liegen die Dinge, wenn man an die vielen in einer Population mitgeschleppten rezessiven Gene und die Möglichkeit ihrer Neukombination denkt. So kann nach SIMPSON (1951, p. 57) „...die hohe Variabilität in einer Population als eine Art Bank betrachtet werden, in der Mutationen deponiert sind und zur Verfügung stehen, wenn sie gebraucht werden, ohne auf ihr Auftreten de novo zu warten. Neutrale oder schädliche Merkmale können so aufgestapelt werden (vorwiegend, wenn nicht ausschließlich als Rezessive) und können vorteilhaft werden, wenn eine Änderung in der Art der Selektion erfolgt". Nach KOSSWIG (1960, p. 498) „erweisen sich gegebenenfalls ... einige der vielen möglichen Kombinationen ... als praeadaptiert für die Eroberung andersartig beschaffener Biotope".

Während sowohl SIMPSON als auch KOSSWIG Vorgänge im eben zitierten Sinne als eine Seite des Praeadaptationsphänomens betrachten, möchte HUXLEY (1948, p. 451) in solchen „Genkombinationen" keine Praeadaptation sehen, denn „...many (or most) genemutations appear to be of necessity carried on in the recessive state until such time as they can be made part of some especial favourable combination; when this is so, they were not preadapted as regard their original phenotypic effect". Daß solche Neukombinationen dennoch eine für die Weiterentwicklung einer Art unter Umständen entscheidende Bedeutung haben, zeigen aus neuester Zeit wieder die Untersuchungen über die DDT-Resistenz von *Drosophila*. Wie LÜERS (1960) berichtet, bauen die Angehörigen DDT-resistenter Stämme das Gift in hohem Maße ab, aber auch Tiere aus sensiblen Stämmen verfügen über eine geringe Abbaufähigkeit. Durch Selektion kommt es dann offenbar zu einer Auslese und Ausbreitung „praeadaptierter Allele" (LÜERS) durch Neukombination und damit letztlich zur Ausbildung eines resistenten Stammes (siehe auch BENNETT 1960).

„Schloß-Schlüsselkombinate", latente Potenzen und Praeadaptation

Seltener dem Praeadaptationsphänomen zugeordnet und auf „höherem Niveau" den oben behandelten Kombinationen einzelner Mutate in einer Population anzuschließen sind Evolutionsvorgänge, bei denen „Komplex-Eigenschaften" (im weitesten Sinne) durch Coaptation (CUÉNOT) oder Synorganisation (REMANE) aufgebaut werden. Bei solchen phylogenetisch häufig schwierig zu interpretierenden Charakteren kommt uns zustatten, daß sich die Einzelkomponenten der „Komplexeigenschaft" in einigen Fällen isoliert im Verwandtschaftskreis (bei Arten derselben Gattung z. B.) finden und so „Modelle" der Ausgangssituation liefern. HEBERER (1957, p. 897) spricht „...von dem Prinzip der sukzessiven Kombination von zunächst einzeln unwesentlich und selektionsindifferent erscheinenden Strukturen..." bei denen sich „...der selektive Vorteil im Moment der funktionierenden Kombination..." ergibt und nennt die so entstehende Komplexstruktur ein „Schloß-Schlüsselkombinat". Diese Art der „Kombination"

hat mit der oben diskutierten innerhalb einer Population, in der ja Panmixie herrscht, unmittelbar nichts gemein, da die jeweiligen Einzelkomponenten ja auf verschiedene Arten (einer Gattung) oder gar Gattungen (einer Familie) verteilt sind, zwischen denen natürlich kein genetischer Austausch statthaben kann. Legen wir jedoch das von VAVILOV (1922) aufgestellte und in jüngerer Zeit von KIRIAKOFF (1958) diskutierte „Gesetz der homologen Variation" zugrunde, so dürfen wir innerhalb eines Verwandtschaftskreises mit dem wiederholten Auftreten (wenigstens in ihrem phaenischen Effekt) identischer Mutationen rechnen und können so erwarten, daß das, was ilosiert im Verwandtschaftskreis mutativ auftreten kann, sich wohl zufällig auch einmal zu voller Kombination „addierte", um so mehr, als wir mit HAECKER (1925) mit latenten (virtuellen) Potenzen innerhalb einer Art rechnen müssen, „... die zahlreichen anderen Arten gemeinsam sind und die also da und dort immer wieder als parallele Variationen zutage treten können" (HAECKER 1925). REMANE (1952) weist darauf hin, „...daß das Mutationsphänomen bei verwandten Arten in auffallend gleicher Richtung verläuft, so daß sich bei verschiedenen Arten eine große Zahl identischer Realmutationen ergibt...". (Ich habe dieses Phänomen in anderem Zusammenhang ausführlicher diskutiert und kann hier darauf verweisen: OSCHE 1958, p. 592—596 und 622—628 und 1960.)

Solche „Schloß-Schlüsselkombinate" sind vielfach beschrieben. STEINIGER (1933) hat die komplizierte Katalepsie und visuelle Anpassung beim wandelnden Blatt (*Phyllium*) analysiert und kommt zu „...einer Erklärung der Herausbildung visueller Anpassung bei *Phyllium* auf Grund der Realisierung einer Anzahl allgemein im Orthopterenplasma liegender Mutationspotenzen unter Begünstigung von deren Kombination...". JUST (1946, p. 337) trifft ebenfalls im Hinblick auf die Mimikry-Erscheinung bei Insekten die Feststellung, daß „...in der näheren und weiteren systematischen Verwandtschaft solcher hochspezialisierter Formen, wie etwa *Dixipus* oder *Phyllium* es sind, sich die morphologischen, physiologischen und ökologischen Komponenten derartiger Anpassungsgesamtphänomene in mannigfacher Weise teils isoliert, teils verschiedenartig kombiniert finden". Bei einem komplizierten, durch das Ineinandergreifen besonders gestalteter Einzellippen entstandenen „Lippenapparat" eines Nematoden (*Paraspidodera uncinata*) konnte ebenfalls gezeigt werden, daß jede Einzelkomponente dieses Apparates isoliert im Verwandtschaftskreis auftritt und dort als solche sicher selektionsneutral ist (OSCHE 1956 und 1960, p. 359). Auch die von GOLDSCHMIDT (1951) über die „Glühwürmer und Evolution" (gemeint sind leuchtende, Netze bauende und damit Insekten fangende, carnivore Mycetophiliden aus Höhlen Neuseelands) angestellten Überlegungen haben solche „Schloß-Schlüsselkombinate" zum Gegenstand.

Von der Komplex-Eigenschaft rückblickend — und nur so — lassen sich all die Einzelkomponenten als Praeadaptationen erkennen, die entweder als selektionsneutrale Charaktere zu verstehen oder isoliert einer anderen Funk-

tion dienen und dann bei der „Komplex-Bildung" oder „Synorganisation" einen Funktionswechsel erfahren haben.

Praeadaptierte Organismen oder die komplexe „konstitutionelle Praeadaptation"

Während die als „mutative Praeadaptationen" beschriebenen Eigenschaften schon wegen des relativ schwachen phaenischen Effekts einzelner Mutationen nur geringfügige Veränderungen der ursprünglichen Reaktionsnorm darstellen können, die sich allerdings durch „Kombination" im weitesten Sinne summieren lassen (s. o.), fordert die Eroberung neuer Lebensräume — ein Geschehen, für das das Praeadaptationsphänomen vor allem als entscheidend angesehen wird — meist einen Komplex praeadaptierter Eigenschaften, oder — weiter gefaßt — praeadaptierte Organismen. Nicht der besondere Bau der „Extremitäten" (schon ein „Komplexorgan") allein läßt die Crossopterygier als praeadaptierte Landtiere erscheinen (auch die Anglerfische — Lophiiden — haben „armartige" Brustflossen, ohne daß man hier je an eine Praeadaptation an das Landleben dächte), erst im Verein mit anderen Eigenschaften (z. B. Lungenatmung, ökologische Situation mit nötig werdendem Landaufenthalt, Änderung des Verhaltens u. a.) entstand hier eine Praeadaptation für die Eroberung des Landes (s. u.). So wie man den Adaptationsbegriff auf Einzelstrukturen, Komplexstrukturen (Organe u. a.) und ganze Organismen beziehen kann (s. o.), kann man dies auch für die Praeadaptation tun.

In dem jetzt zu diskutierenden Sinne ist nicht eine Struktur, ein Organ oder eine Funktion an eine neue Lebensweise praeadaptiert, sondern der ganze Organismus mit einer Fülle von Eigenschaften, die ihrerseits wieder je Komplexcharakter haben können.

Huxley (1948, p. 449) spricht dann, wenn „...an existing species (or subspecies) is by its peculiarities predisposed to take adventages of a certain typ of environment..." von „constitutional praeadaptation" und prägte damit einen Begriff, der sich, so glaube ich, ohne große Abänderungen ebenfalls für das verwenden läßt, was im folgenden auch unter „komplexer Praeadaptation" verstanden sein soll. In diesem Bereich, also bezogen auf ganze Komplexe von Einzeleigenschaften, scheint mir die größte Bedeutung des Praeadaptationsphänomens für die Evolution zu liegen. Selbstverständlich müssen derartige Eigenschafts-Komplexe bereits im alten Funktions- und Lebensbereich wirksam gewesen sein, anders ist ihre Existenz nicht vorstellbar. Sie sind also in jedem Falle als Postadaptationen im Wirkungsbereich der „alten" Selektionskräfte entstanden. Auch Carter (1951, p. 275) betont, daß die Fähigkeit eines Tieres zur Besiedlung eines Lebensraumes „...will allways be determined by the characters it posses as the result of adaptation in its original environment". Simpson (1944, p. 260) läßt ebenfalls gelten, daß „...die direkte Entwicklung von Adaptationen in einer Umwelt für eine andere praeadaptiv sein kann". Im Gegensatz zu der im Zu-

sammenhang mit der mutativen Praeadaptation aufgestellten Forderung, daß die Einzeleigenschaften bei ihrem Auftreten (im alten Funktionskreis) selektionsneutral sein müssen (s. o.), gelten entsprechende Forderungen für die konstitutionelle Praeadaptation also nicht, ebensowenig übrigens für die von Bock (1959) diskutierten „morphologischen Praeadaptationen", die ja einen „Funktionswechsel" durchmachen (s. o.). Die einzelne Mutation spielt demnach für die konstitutionelle Praeadaptation nur noch eine untergeordnete Rolle (Bock 1959 glaubt ja für den von ihm diskutierten Bereich ganz auf Mutationen verzichten zu können, s. o. S. 20). In der Tat kann die Summe von Postadaptationen (im alten „Selektionsbereich") bereits ausreichen, eine neue Funktion zu erfüllen oder einen neuen Lebensraum zu erobern. Dennoch gibt es sicherlich Fälle, wo ein Komplex bereitliegender (durch Postadaptation entstandener) Praeadaptationen noch durch einige „Details" ergänzt werden muß, wenn die neue Funktion erfüllt oder der neue Lebensraum zugänglich werden soll. Diese Ergänzungen mögen durchaus im Wirkungsbereich einiger weniger (oder gar nur einer) „Schlüsselmutationen" liegen. Sie könnten es sein, die die als „Summe" bereits vorliegenden Praeadaptationen über die „Schwelle" heben und damit in den Bereich der neuen Selektionskräfte bringen (s. u. Text zu Abb. 2). Solche „Schlüsselmutationen" könnten auch das Verhalten betreffen und so einen praeadaptierten Organismus sich einer „potentiellen Umwelt" erst zuwenden (vgl. v. Wahlert 1954) oder weitere Elemente in die Umwelt einbeziehen lassen.

Ehe im folgenden die Bedeutung der komplexen, konstitutionellen Praeadaptation (im hier präzisierten Sinne) für das Evolutionsgeschehen, ihre Abgrenzung gegenüber den Postadaptationen (die für den Aufbau der konstitut. Praeadapt. verantwortlich sind) und einige sich aus diesen Erörterungen ergebende allgemeine Konsequenzen diskutiert werden sollen, sei zunächst das Wesentliche an Hand zweier typischer Beispiele aus dem „ökologischen Bereich" des Praeadaptationsphänomens aufgezeigt, um konkrete Bezugspunkte zu haben.

Die Eroberung des Landes durch „die Fische"

Einer der entscheidendsten „ökologischen Schritte" im Verlauf der Evolution der Vertebraten war die Eroberung des Landes und damit die „Entstehung" der Tetrapoden von „den Fischen" aus. Jahrmillionen der Erdgeschichte hat es gedauert, bis die Vertebraten jene Stufe der Organisation erreicht hatten, die es ihnen gestattete, das Wasser zu verlassen, um auf dem Lande im wahrsten Sinne des Wortes „Fuß zu fassen". Wie andersartig waren dort die Lebensbedingungen, denen es sich anzupassen galt, wievieler morphologischer, physiologischer und ökologischer Umstellungen bedurfte es, um diesen Schritt in der Evolution zu vollziehen, den uns jede Amphibienlarve bei ihrer Metamorphose so leicht demonstriert. Ein „gewöhnlicher" Fisch hat auf dem Land nur wenig Chancen, auch nur kurze Zeit zu überleben,

woran auch einzelne „Anpassungen" allein nicht viel ändern würden. Mit der Ausbildung von Extremitäten, die ein „Laufen" ermöglichen, ist es da nicht getan, denn es gilt Luft zu atmen — am besten durch die Nase —, der tragenden Kraft des Wassers zu entsagen und ein festeres Skelett aufzubauen, die Sinnesorgane „umzustellen" und vieles andere mehr. Wenn es zu jener Zeit der Erdgeschichte, da dieser entscheidende Schritt gelang, für die Vertebraten auf dem Lande auch noch keine Konkurrenz gab, mußte doch bereits eine Summe von Einzeleigenschaften schon zur Verfügung stehen, wenn dieser erste Schritt vom Wasser ans Land Erfolg haben sollte. Er ist ein typischer Fall eines radikalen Lebensraumwechsels und wie all diese Fälle nur auf der Basis einer komplexen konstitutionellen Praeadaptation möglich.

Die Paläontologie hat erst in den letzten Jahren, dank der Arbeiten vor allem von GREGORY, WATSON, GOODRICH, JARVIK, ROMER u. a. ein umfangreiches Material erarbeitet, das es gestattet, dieser Frage näher zu treten (ausführliche Diskussion bei JARVIK 1960). Im Mittelpunkt der Betrachtung stehen dabei die Crossopterygier, jene im Palaeozoikum verbreiteten Fische, die mit einer ihrer Gruppen die Eroberung des Landes „vorbereiteten". Während ihre erste Überordnung, die Actinistia mit der einzigen Ordnung Coelacanthiformes, zu der auch der rezente Vertreter *Latimeria* gehört, aus der Diskussion um die Entstehung der Tetrapoden ausscheidet, hat die zweite Überordnung Rhipidistia in ihren beiden Gruppen Porolepiformes und Osteolepiformes Formen mit einer Fülle von Eigenschaften hervorgebracht, die in ihrer Gesamtheit eine konstitutionelle Praeadaptation für das Landleben ergaben. Diese Rhipidistia verfügten neben der Kiemenatmung bereits über eine primitive Lunge, der Nasensack wies 3 Öffnungen auf, eine äußere Nasenöffnung, eine Verbindung zur Augenhöhle (die dem Tränen-Nasengang der Tetrapoden homolog ist) und Choanen, die eine Luftatmung gestatteten, ohne daß das Maul geöffnet werden mußte. (Die Nase der Actinistia dagegen ist ganz wie die der übrigen Fische gebaut, Choanen fehlen völlig.) Die paarigen Flossen waren mit starken Muskeln versehen und wiesen ein Skelett auf, das sich weitgehend mit dem der primitiven Tetrapoden-Extremität der Ichthyostegalia homologisieren läßt. Dies sind nur die wichtigsten „Tetrapodencharaktere", die diese Crossopterygier bereits ausgebildet hatten. Vor allem die Osteolepiformes hatten schon so viele wesentliche Charaktere der Tetrapoden entwickelt, daß JARVIK (1960, p. 53) schreiben konnte: „Il est donc net, que les Ostéolépiformes, par tout leur organisation, étaient déjà des Tétrapodes quoiqu'ils fussent encore aquatiques et eussent l'aspect externe de Poissons." Die Existenz einer erstaunlichen konstitutionellen Praeadaptation läßt sich für diese Formen also aus dem fossilen Material erschließen, und es erhebt sich nun die Frage: Wie konnten bei Wasser bewohnenden Fischen so zahlreiche Eigenschaften entstanden sein, die so deutliche „Anpassungen" an das Landleben erkennen lassen?

Vor allem ROMER (1941, p. 47) hat diese Frage diskutiert und aus der Berücksichtigung des wahrscheinlichen Lebensraumes der Rhipidistia einem Verständnis näher gebracht. Diese Fische lebten im Süßwasser, in Tümpeln

und Bächen, deren Wasser bei den häufigen Trockenzeiten des Devons und dem herrschenden warmen Klima oft abstand und an Sauerstoff verarmte. Hier war eine zusätzliche Atmung von atmosphärischem Sauerstoff förderlich und dürfte ein „Anlaß" für die Ausbildung einer Lunge gewesen sein. Im Zusammenhang mit deren Funktion wird die Entstehung von Choanen verständlich. Trockneten die seichten Gewässer schließlich aus, so waren solche Formen sicher begünstigt, deren Extremitäten eine Fortbewegung über das Land erleichterten, wodurch nahegelegene Wasserstellen erreicht werden konnten. KUHN-SCHNYDER (1953) faßt die Überlegungen ROMERS in folgenden Sätzen zusammen: „Das Leben auf dem Lande war das Ergebnis einer Anpassung, um sich im Wasser behaupten zu können. Landgliedmaßen wurden entwickelt, um wieder ins Wasser zu gelangen, nicht um es zu verlassen."

Für unsere Überlegungen ist wichtig, daß man also in all diesen Eigenschaften der Porolepiformes und Osteolepiformes Postadaptationen an die besonderen Verhältnisse warmer, seichter, sauerstoffarmer und gelegentlich austrocknender Gewässer sehen darf, Postadaptationen, die in ihrer Gesamtheit eine komplexe Praeadaptation an die Eroberung des Landes darstellten. Entscheidend für unser Problem ist, daß jeder einzelne Postadaptationsschritt für sich allein im alten Lebensraum positiven Selektionswert hatte und ein Leben dort erleichterte, das jedoch schon ohne diesen, wenigstens zunächst und wenn auch „schlechter" möglich gewesen war. Eine Lungenatmung z. B. ist auch ohne Choanen durch Luftschnappen mit dem Maul möglich und setzt den Besitz von Choanen nicht voraus. So konnten im oben geschilderten Lebensraum der genannten devonischen Crossopterygier, quasi im „Duldsamkeitsbereich des Fakultativen" durch Postadaptationen erworbene Eigenschaften zu einer „Summe" addiert werden, deren Existenz obligatorisch für die Eroberung des Landes war, ein conditio sine qua non für diesen Schritt darstellte.

Da die Osteolepiformes und Porolepiformes des mittleren und oberen Devon sehr formenreich und mit vielen Gattungen (z. B. *Osteolepis, Eusthenopteron*) und Arten weit verbreitet waren, die alle über die genannte komplexe Praeadaptation verfügten, wäre es überraschend, wenn nur e i n e r Form von diesem „praeadaptiven Plateau" aus der Schritt auf das Land geglückt wäre. Dem war in der Tat auch nicht so. Zu den bedeutendsten Ergebnissen der Palaeontologie auf diesem Gebiet gehört vielmehr der Nachweis, daß die Tetrapoden unabhängig voneinander auf (mindest) 2 getrennten Wegen entstanden. Die Urodelen lassen sich auf die Porolepiformen, die Anuren und alle übrigen Tetrapoden auf die Osteolepiformes zurückführen. Die Tetrapoden sind also diphyletisch aus zwei getrennten Ordnungen der rhipidisten Crossopterygier hervorgegangen. Ist dies heute bereits als gesicherte Erkenntnis zu betrachten, so ist darüber hinaus nicht ausgeschlossen, daß die Schwelle vom Wasser zum Land von den Rhipidistia des Devons gar mehrmals überschritten wurde, hält es doch einer der besten Kenner der Materie, JARVIK (1960, p. 56) für möglich „... que les Tétrapodes ne sont pas seulement diphylétiques, mais vraisemblablement polyphylétiques".

Wenn dem so sein sollte, müßte damals das Land in mehreren „Besiedlungswellen" erobert worden sein, die zu trennen bei der Einheitlichkeit der Basisgruppen sicher nicht leicht fallen wird.

Der Biotop, der den Crossopterygiern den Erwerb der nötigen Praeadaptation ermöglicht hat, existiert heute noch in seichten, zeitweilig austrocknenden und sauerstoffarmen Gewässern, die vor allem in den Tropen, auch in unseren Tagen nicht selten sind. Die Basisgruppe dagegen (die genannten Crossopterygier) ist mit dem ausgehenden Palaeozoikum erloschen, und der einzige noch lebende Vertreter (*Latimeria*) gehört nicht nur der von Anfang an isolierten Überordnung Actinistia an, sondern ist auch sekundär Bewohner größerer Meerestiefen geworden und scheidet damit als „potentieller Eroberer" des Landes aus. Dennoch finden sich auch unter den heutigen Bewohnern entsprechender Biotope Formen, die Praeadaptationen an das Landleben aufweisen, nicht nur unter den Dipnoern (die man vielfach mit den Crossopterygiern als Choanichthyes zusammengefaßt hat), sondern auch unter den „modernen" Teleosteern. Chancen, eine „neue Welle" der Landeroberung zu starten, haben diese Formen freilich nicht, sind sie doch schon zu einseitig spezialisiert und steht ihnen doch in Gestalt der reich differenzierten Tetrapoden eine übermächtige Konkurrenz gegenüber. Als „Modelle" jedoch, die bestimmte mit der Eroberung des Landes im Zusammenhang stehende Fragen einer direkten, selbst experimentellen Bearbeitung zugänglich machen, sind sie von einiger Bedeutung.

In diesem Zusammenhang sind vor allem die Arbeiten von HARMS (1929—1935) an den Periophthalmen und Boleophthalmen tropischer und subtropischer Mangroveküsten zu nennen, die tiefe Einblicke auch in die physiologischen Zusammenhänge ergaben und den „Erwerb" der notwendigen Praeadaptationen veranschaulichen. Die genannten „Schlammspringer" sind bekanntlich bereits weitgehend „Feuchtlufttiere", die in der Ebbezone der Korallen und Schlammküste während der Ebbezeit in (teilweise brackiges Wasser führenden) Resttümpeln halb amphibisch leben. Nach HARMS stellen die Periophthalmen und die Boleophthalmen konvergente Reihen dar, die unabhängig voneinander auf litorale Wasserformen aus der Gruppe der Gobiiformes zurückgeführt werden können, welch letztere gerade im Küstenbereich zahlreiche Grundfische hervorgebracht haben. Den Periophthalmen und Boleophthalmen wurde nach HARMS (1935) „...der Übergang vom Wasser zum Feuchtluftleben dadurch sehr erleichtert, daß bereits bei den litoralen Grundformen diejenigen Organe entwickelt sind, die sie durch Weiterdifferenzierung befähigten, ein amphibiotisches Leben zu führen". So sind die Brust- und Bauchflossen bei diesen Gobiiden bereits zu Stützorganen geworden, die Epidermis ist ziemlich dick und gut mit Capillaren versorgt, was eine zusätzliche Hautatmung ermöglicht. Die Schnauzenregion ist in Anpassung an das Leben als Grundfisch verkürzt und gibt den dorsalwärts vorgewölbten Augen ein größeres, sich überschneidendes Blickfeld frei, was durch binokulares Sehen ein Entfernungsmessen auch in der Ruhe erlaubt. Ferner treten bei einigen *Gobius*-Arten, die nie das Wasser

verlassen, bereits akzessorische Atmungsorgane (außer der Hautatmung) in der Mundhöhle auf, da der Sauerstoffgehalt der Resttümpel oft außerordentlich gering ist. Das alles sind Postadaptationen an das Bodenleben (Grundfisch) in sauerstoffarmen Gewässern, stellen jedoch gleichzeitig bei diesen Gobiiformes (wenn auch anders als bei den Crossopterygiern) eine „konstitutionelle Praeadaptation" für das Landleben dar, die prompt, wenn auch nur an besonders begünstigten Stellen (mit hoher Luftfeuchtigkeit) genutzt und durch Postadaptationen „ergänzt" wurde. Bedeutsam ist nun, daß es HARMS gelang, diese bereits bestehende und von *Periophthalmus* auch genutzte Praeadaptation experimentell zu steigern, einmal, indem er Periophthalmen zwang, sich länger als gewöhnlich auf dem Lande aufzuhalten, und zum anderen durch Behandlung mit Schilddrüsenhormon (Thyroxin). Schon die zwangsweise Verlängerung des Landaufenthaltes allein führte zu einem Anwachsen der Brustflossen, also zu einer Modifikation, die die Fortbewegung an Land begünstigt. Komplex sind die Veränderungen an mit Thyroxin behandelten Periophthalmen. Schon nach 10 bis 12 Tagen wird der „Exophthalmus" verstärkt, die Haut resistenter und trockener und die Epidermis am ganzen Körper wesentlich derber, besonders an Stellen, die den Boden berühren. Die Extremitäten werden verlängert, die Eingeweide, sonst nach Teleosteer-Art locker in der Bauchhöhle liegend, werden kompakter und die Mesenterien fester. Ja, selbst die Hörsteine, sonst bei Periophthalmen wie bei Fischen üblich sehr groß, werden nach Thyroxinbehandlung stark verkleinert, worin HARMS eine Differenzierung in Richtung auf Landvertebraten sieht. All dies geschieht unter dem Einfluß des Thyroxins — just des Hormons, das auch bei Amphibien die Metamorphose steuert — und zeigt, welch ein komplexer Bereich „latenter Potenzen" hier nur auf eine Auslösung wartet. Hier könnte also unter Umständen eine einzige „Schlüsselmutation", die eine erhöhte Ausscheidung von Thyroxin bewirkte, die Anpassungen an das Landleben mit einem Schritt beträchtlich vorantreiben. In der Tat reagierten die von HARMS mit Thyroxin behandelten Periophthalmen auch in ihrem Verhalten entsprechend, indem sie sich nicht nur weiter vom Wasser entfernten, sondern auch die Zeit ihres Landaufenthaltes ausdehnten, seltener und nur kürzer zurück ins Wasser gingen und sich auch auf ganz trockenen Untergrund wagten. Daß eine Erhöhung der Aktivität der Schilddrüse nicht nur mutativ, sondern auch als Antwort auf eine „Stress-Situation" möglich ist, zeigen neuere Untersuchungen gerade an Fischen. Nachdem bereits KOCH und HEUTS (1942/43) beim Stichling erhöhte Tätigkeit der Schilddrüse nach dem Übergang von Meer- in Süßwasser nachweisen konnten, zeigte OLIVERAU (1948), daß generell eine Überführung von Meeresfischen in verdünntes Meerwasser zu einer Aktivierung der Schilddrüse führt, was eine starke Vermehrung der Epidermiszellschichten zur Folge hat (Literatur und Diskussion zu dieser Frage bei SZIDAT 1958, wo die Arbeiten von HARMS jedoch nicht berücksichtigt sind). Ein ähnlicher „Stress" mag auch bei den Periophthalmen, die ja vielfach in brackigem Wasser leben, zur Aktivierung der Schilddrüse und damit zur Einleitung der genannten Entwicklung

geführt haben, also quasi eine „praeadaptive Modifikation" ausgelöst haben, die später genetisch fixiert (BALDWIN-Effekt) und ausgebaut werden konnte. Schließlich mag in diesem Zusammenhang noch angeführt werden, daß die Einwanderungsmöglichkeiten von Meerestieren in das Süßwasser gerade in den Tropen leichter erfolgen kann, weil nach KINNE (1956) infolge der hohen Temperaturen am Wärmeäquator der Salzgehalt des Meeres erniedrigt ist und die Dichte des Oberflächenwassers ein absolutes Minimum erreicht. Dieser geringere Dichtegradient zwischen Meer- und Süßwasser in den Tropen ist es vor allem, der nach KINNE die Vermutung nahe legt, daß dort ein Vordringen mariner Arten ins Süßwasser erleichtert wird. Ich habe diese bekannten (wenn auch in der modernen Evolutionsliteratur wenig berücksichtigten) Ergebnisse von HARMS im Zusammenhang mit neueren, meiner Meinung nach in diesem Zusammenhang aufschlußreichen Arbeiten deshalb hier etwas ausführlicher besprochen, weil sie sehr schön die Verflochtenheit mannigfacher und an sich voneinander unabhängiger Phänomene zeigen, die zusammen den sukzessiven Aufbau einer komplexen Praeadaptation erlauben und erst möglich machen. Fehlt ein Faktor oder liegen die Verhältnisse in einem Punkte anders, so kann u. U. die gesamte Praeadaptation nicht zustande kommen oder anders geartet sein. So haben z. B. unter den Fischen auch die Labyrinthfische (Anabantidae) in Anpassung an sauerstoffarme Gewässer akzessorische Atmungsorgane (für Luftatmung) entwickelt, und der „Kletterfisch" (*Anabas testudineus*) vermag daher auch kurzfristig ans Land zu gehen. Da er jedoch nicht eine „Grundfischphase" wie die Periophthalmen durchgemacht hat, fehlen ihm für die Fortbewegung am Boden geeignete Flossen, so daß er an Land weit weniger beweglich als *Periophthalmus* ist und zum Klettern gar Dornen am Kiemendeckel mit benutzt und somit einen wenig Erfolg versprechenden Weg zur Fortbewegung auf dem Lande einschlägt.

Sicherlich lagen bei den Crossopterygiern des Devons die Verhältnisse zum Teil sogar grundlegend anders als bei den Periophthalmen. Sie lassen sich heute nicht mehr vollständig rekonstruieren. Mag jedoch der Weg der Crossopterygier vom Wasser ans Land noch so verschieden von dem der Periophthalmen gewesen sein, auch bei letzteren liegt eine konstitutionelle Praeadaptation vor, so daß wir in ihnen wenigstens (in Ermangelung entsprechend lebender, rezenter Quantenflosser) ein, wenn auch mangelhaftes „Modell" für diesen entscheidenden Schritt besitzen.

Günstigere, weil den „Basisgruppen" noch wesentlich näher stehende Modelle lassen sich bei einem anderen, ebenfalls einschneidenden und auf Praeadaptationen aufbauenden Wechsel des Lebensraumes finden, nämlich dem

Übergang vom freilebenden Tier zum Endoparasiten bei den Nematoden

Eine mannigfach entwickelte und verbreitete Fauna bietet natürlich selbst wieder eine nahezu unendliche Fülle potentieller Lebensräume, die von

einem großen Heer von Ekto- und Endoparasiten auch entsprechend genutzt werden. Während eine Besiedlung der Körperoberfläche von Tieren (Ektoparasitismus) noch relativ leichter vorstellbar ist, weil viele der dort auftretenden Verhältnisse mit denen bestimmter freilebender Tiere weitgehend identisch sind, liegen die Dinge anders, wenn ein freilebendes Tier zum Endoparasiten wird, was vor allem bei den so zahlreichen Schmarotzern des Darmtraktes die Konfrontierung mit einem völlig andersartigen Milieu bedeutet. Die lange gehegte Vorstellung, der Endoparasitismus habe sich generell ausgehend von einem Kommensalismus über das „Stadium" des Ektoparasitismus entwickelt, gilt keineswegs allgemein und trifft für die so zahlreichen endoparasitischen Nematoden z. B. sicher in keinem Falle zu.

Wie aber ist ein solch einschneidender Wechsel des Lebensraumes und der Lebensweise möglich geworden? Vor allem 3 Bedingungen müssen erfüllt sein, wenn einem freilebenden Tier der Schritt zum Endoparasitismus gelingen soll:

1. Das Tier muß Möglichkeiten haben, in ein Wirtstier zu gelangen.
2. Das Tier muß den im Wirtskörper herrschenden Bedingungen widerstehen und mehr noch, sich dort erhalten und fortpflanzen können.
3. Die Chancen für das Tier, immer wieder in ein neues entsprechendes Wirtstier zu gelangen, müssen genügend groß sein, wenn die eingeleitete Entwicklung „zum Parasiten" nicht schon nach den ersten Schritten stecken bleiben soll.

Alle drei Bedingungen müssen als Voraussetzung erfüllt sein, wenn der „Start" zu einer endoparasitischen Lebensweise einem freilebenden Tier überhaupt gelingen soll, können also nicht erst post factum als Postadaptationen „nachgeholt" werden. Das bedeutet jedoch, daß ein freilebendes Tier über eine komplexe Praeadaptation verfügen muß, wenn eine solche Entwicklung erfolgreich sein soll, worauf schon Baer (1952) hingewiesen hat.

Kaum eine zweite Tiergruppe bietet so günstige Verhältnisse, um dieser Frage nachzugehen, wie gerade die Nematoden. Während wir uns bei anderen typischen und hochevoluierten Endoparasiten, wie bei den Cestoden, Trematoden und Acanthocephalen von den freilebenden Basisgruppen nur auf Grund theoretischer Überlegungen ein vielfach (z. B. Cestoda) nur unzureichendes Bild machen können, sind freilebende Nematoden, die mit den Basisgruppen der Parasiten nächst verwandt sind, heute noch verbreitet und erlauben es so auch, über deren biologische, physiologische und ökologische Eigenschaften etwas in Erfahrung zu bringen und damit den Komplex an Praeadaptationen näher zu analysieren. Ohne hier auf weitere Einzelheiten einzugehen (siehe Osche 1956 und 1962) sei nur betont, daß es unter den vielen von Nematoden besiedelten Lebensräumen (außer in der Luft und im Plankton schwebend gibt es sie nahezu überall, wo überhaupt je Lebewesen nachgewiesen werden konnten) in der Tat einen reich besiedelten gibt, der den sukzessiven Erwerb eines solchen Praeadaptationskomplexes erlaubte,

nämlich das terrestrische saprobe Substrat. Dort, wo organische Substanz (seien es Exkremente, Aas oder Pflanzenteile) sich zersetzt, ist eine reiche Bakterien- und Pilzflora am Werk, die für viele terrestrische Nematoden die Hauptnahrungsquelle bietet und damit einen Anreiz gibt, solche saproben Substrate zu besiedeln. Einer solchen Besiedlung stehen allerdings einige „Hindernisse" im Wege, die für einen in der Erde lebenden Nematoden nicht ohne weiteres zu überwinden sind. In einem in starker Zersetzung stehenden saproben Substrat herrschen nämlich besondere Verhältnisse, die da sind: 1. durch die Tätigkeit der Bakterienflora bedingte relativ hohe Temperaturen, 2. stark erniedrigter Sauerstoffpartialdruck, 3. Zersetzungsflüssigkeit bestehend aus Eiweißabbauprodukten, 4. von den Bakterien stammende Fermente, 5. damit im Zusammenhang stehende beträchtliche Schwankungen des osmotischen Wertes und anderes. Das sind Verhältnisse, denen ein Erdnematode (oder gar ein Süßwasser- und Meeresbewohner) nicht ohne weiteres gewachsen ist, so daß es also einer Reihe von Adaptationen bedarf, um zum „Saprobionten" zu werden. Diese können jedoch in kleinen Schritten langsam als „Postadaptationen" aufgebaut werden, da ein saprobes Substrat im Laufe seiner Zersetzung verschiedene „Stufen" durchläuft. Während in den ersten Tagen die Abbauvorgänge bei genügender Feuchtigkeit außerordentlich stürmisch verlaufen und alle oben genannten besonderen Milieufaktoren potenziert auftreten, ebben diese Vorgänge mit der Zeit mehr und mehr ab, bis letztlich der Zersetzungsvorgang abgeschlossen ist und das „Substrat" dieselben Verhältnisse wie der Erdboden bietet. Ein Erdnematode konnte also zunächst schon weitgehend zersetzte Saprobien besiedeln und im Laufe der Phylogenie immer weitere Adaptationen erwerben, bis schließlich in stürmischer Zersetzung begriffene saprobe Substrate für ihn zugänglich wurden. In der Tat treten in einem sich zersetzenden Exkrement die verschiedenen Nematodenarten in regelrechten Sukzessionen auf. Bestimmte Arten finden sich nur im ganz frischen Substrat, andere stellen sich bei mittleren Zersetzungsgraden ein und wieder andere Arten schließlich leben nur auf ganz altem, weitgehend zersetzten Material (Sachs 1950). Viele Arten sind dabei ausgesprochen spezialisiert und werden nur in Substraten eines bestimmten Zersetzungsgrades adult, manche nur in den ersten Tagen der Zersetzung, wo diese am stürmischsten verläuft. Solche spezialisierte Saprobionten vermögen all die oben genannten Faktoren zu ertragen, sie sind zu einem anaeroben Stoffwechsel fähig, vermögen starken osmotischen Schwankungen und hohen osmotischen Werten zu widerstehen, werden durch höhere Temperaturen nicht geschädigt und dergleichen mehr (Osche 1952, 1956, Rogers 1955). Eine Spezialisierung auf saprobe Substrate bedingt neben diesen „physiologischen" jedoch auch noch andere besondere Adaptationen. Solche Substrate bieten zwar für Bakterienfresser einen reich gedeckten Tisch, existieren jedoch nur relativ kurze Zeit, dann ist der nötige Zersetzungsgrad überschritten oder das Substrat trocknet aus. Damit treten für die saprobionten Nematoden für unbestimmte Zeit ungünstige Verhältnisse auf, bis ein neues Bio-

chorion gefunden ist. Solche ungünstigen Perioden müssen durch Dauerstadien, die widerstandsfähig gegenüber Trockenheit und Nahrungsmangel sind, überbrückt werden. Entsprechende Dauerstadien finden sich gerade bei saprobionten Nematoden nahezu generell in Form der sogenannten „Dauerlarven", die vom dritten Larvenstadium (= Larve III, zum Schutze noch in der Exuvie des vorhergegangenen Stadiums steckend) gebildet werden. Trotz alledem gelingt es immer nur relativ wenigen Larven, wieder in ein zusagendes, frisches, saprobes Substrat zu gelangen, so daß eine sehr große Nachkommenschaft produziert werden muß, wenn sich die Art erhalten soll. Saprobionte Nematoden sind entsprechend ausgesprochen eierreich, im Vergleich etwa zu reinen Erd- und Wasserformen, die häufig nur wenige Eier ausbilden. Schließlich wird jedoch die Chance, neue, zusagende Biochorien zu erreichen, noch durch das sogenannte Phoresie-Verhalten wesentlich erhöht, indem andere und agilere (meist flugfähige) Glieder der Biozönose als Transporttiere benutzt werden. Daß Aaskäfer und Mistkäfer oft von Hunderten von Dauerlarven bestimmter Nematodenarten besetzt sind und diese sich so (die Taxien ihrer Trägertiere ausnutzend) in frische Substrate transportieren lassen, ist bekannt (zusammenfassend bei Stammer 1955). Viele dieser Nematoden verfügen über eine eigene Verhaltensweise, die die Kontaktaufnahme mit dem Trägertier erleichtert. Die Dauerlarven (und nur diese) beginnen, wenn ihnen das Substrat nicht mehr zusagt, zu „winken", indem sie sich mit dem Großteil ihres Körpers frei in die Luft erheben und, nur noch mit dem Hinterende dem Substrat verhaftet, pendelnde Bewegungen ausführen, wodurch sie oft in ganzen Bündeln von einem vorübergehenden Insekt abgestreift werden. Auf dem Trägertier suchen die Dauerlarven dann vielfach geschützte Stellen auf und gelangen so z. B. bei manchen Insekten auch in den Enddarm. Auf diesem Wege hat sich ein in allen Stufen zu verfolgender Parasitismus in Insekten entwickelt, der hier nicht weiter diskutiert werden soll (vgl. Stammer 1955, Osche 1962). Eine relativ geringe Abwandlung dieser Verhältnisse findet sich bei solchen Nematodenarten, die ebenfalls als Dauerlarven etwa Lumbriciden (Völk 1950) oder Landgastropoden (Mengert 1953) besiedeln und z. B. beim Regenwurm in den Nephridien leben (*Rhabditis pellio*), ohne sich weiter zu entwickeln. Diese Arten „warten" auf den Tod ihres Trägertieres, um auf dem sich zersetzenden Kadaver dann als typische Saprobionten zur weiteren Entwicklung zu schreiten. Selbst in Säugetiere (Muridae) dringen die Dauerlarven einer terristrischen Art (*Rhabditis strongyloides*) ein, sei es unter die Lider der Augen oder unter die Haut des Körpers (sich aktiv durch die Haut bohrend), um in der Tränenflüssigkeit oder im Unterhautbindegewebe ohne weitere Entwicklung zu verharren, bis das Trägertier stirbt und sich zersetzt, so wieder Entwicklungsmöglichkeiten für einen Saprobionten bietend (Osche 1956). Dabei ist für diese Art der Aufenthalt in der Maus keineswegs obligatorisch. Ich züchte *Rhabditis strongyloides* seit Jahren in einer Kultur auf saprobem Substrat (Exkrementen), in der sie auch ungünstige Bedingungen (Nahrungsmangel, extreme Trockenheit) mit Dauerstadien monatelang zu

überstehen vermag. Der ganze Aufenthalt im Trägertier (mit „Einbohrverhalten") ist also fakultativ!

Überblickt man das hier summarisch über die biologisch-ökologischen Verhältnisse bei den saprobionten Nematoden Gesagte und berücksichtigt dann die oben als unbedingte Voraussetzungen für einen Endoparasitismus geforderten Fakten, so ergibt sich, daß diese Voraussetzungen bei den Saprobionten bereits weitestgehend erfüllt sind. Viele dieser Formen nehmen bereits aktiv Kontakt zu anderen Tieren auf, wobei sie in manchen Fällen sogar in deren Körper vordringen. (Die vielfach geäußerte Meinung, zufällig mit der Nahrung aufgenommene freilebende Tiere könnten „mit der Zeit" zu Endoparasiten werden, halte ich für weniger wahrscheinlich, einen solchen Weg zumindest für sehr selten.) Die im Darmtrakt etwa eines warmblütigen Wirtstieres auftretenden Verhältnisse (Sauerstoffarmut, hohe Temperaturen, Fermentssysteme, Eiweißabbauprodukte, veränderte osmotische Bedingungen usw.) gleichen weitgehend denen in einem saproben Substrat. Auch die für einen Parasiten mit dem Risiko beim Auffinden eines neuen Wirtes verbundenen Voraussetzungen, wie zahlreiche Nachkommenschaft und „Dauerstadien", sind bei den spezialisierten Saprobionten, die ja ein ähnliches Risiko zu tragen haben, bereits gegeben.

Zusammenfassend können wir sagen: Die saprobionten Nematoden besitzen bereits einen vielgliedrigen Komplex von Praeadaptationen an den Parasitismus, einen Komplex, der als direkte Postadaptation an das Leben im saproben Substrat Schritt für Schritt im „Duldsamkeitsbereich des Fakultativen" erworben werden konnte. In der Tat haben nun die freilebenden Nematoden (die darüber hinaus in ihrer Gesamtheit auf Grund ihrer ganzen Organisation als „Wurm" ebenfalls an den Parasitismus praeadaptiert sind) von der von den saprobionten Formen erreichten „praeadaptiven Plattform" aus den Schritt vom freilebenden Tier zum Endoparasiten mehrmals und zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte vollzogen. Es würde in diesem Rahmen zu weit führen, die verschiedenen Entwicklungslinien, soweit das heute schon möglich ist, nachzuziehen, genügt hier doch die Feststellung, daß der Parasitismus bei den Nematoden polyphyletisch entstanden ist (vgl. OSCHE 1961 und 1962, dort auch weitere Literatur).

Sicher ist, daß z. B. die großen parasitischen Gruppen Strongylina und Ascaridina unabhängig voneinander auf freilebende, den Rhabditina nahestehende Formen zurückgehen und daß selbst innerhalb kleinerer systematischer Einheiten, wie etwa bei den in Insekten parasitierenden Tylenchoidea und Aphelenchoidea sich unabhängige „Besiedlungswellen" nachweisen lassen (vgl. OSCHE 1962 und Abb. 1). Der Sachverhalt wird dadurch außerordentlich kompliziert, daß die zahlreichen parasitischen Gruppen der Phasmidia (der einen großen Klasse der Nematoda) sich alle mehr oder weniger unmittelbar auf Rhabditina-artige freilebende Ausgangsgruppen zurückführen lassen und daß diesen „Ausgangsformen" weitestgehend entsprechende freilebende Gruppen heute noch in saproben Substraten zahlreich vertreten sind (z. B. Gattung *Rhabditis* u. a.). Diese rezenten freilebenden Rhabditina

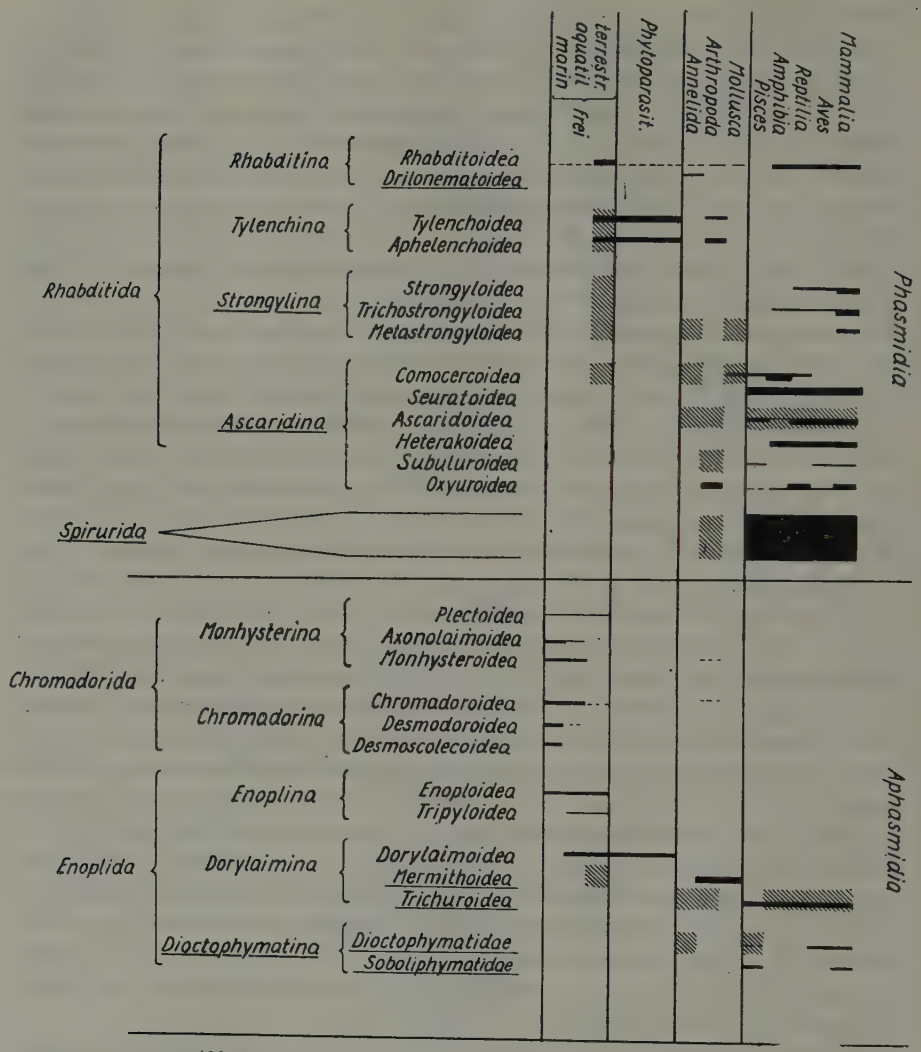


Abb. 1. Verbreitung der größeren Gruppen der Nematoda

bzw.

= typische Verbreitung; bei Parasiten die Endwirte

= seltenere Vorkommen (nur einige Arten)

= bei Parasiten Verbreitung der Larvenformen im Freien oder im Zwischenwirt

stellen gewissermaßen „lebende Fossilien“ oder „Dauertypen“ dar, die sich unter den über lange Perioden der Erdgeschichte konstanten Milieubedingungen — saprobe Substrate entsprechender Art existieren, seit es terrestrische Organismen gibt — weitgehend unverändert erhalten haben. Diese „Basisgruppe“ bringt auch heute noch, fußend auf ihre Praeadaptationen, Ansätze zu einer Entwicklung parasitischer Linien hervor, die mehr oder minder

erfolgreich sind. Es ist bezeichnend, daß diese „jüngsten Versuche" sich just an Objekten und in einer Form abspielen, die Vergleiche mit schon alten Parasiten zulassen. So „infiziert" die oben genannte *Rhabditis pellio* Lumbriciden, lebt dort in den Nephridien und dringt auch in die Samenblase vor, ganz so, wie es die hochspezialisierten und als echte adulte Parasiten in den Samenblasen von Lumbriciden lebenden Drilonematoidea tun (Abb. 1). Entsprechendes ließe sich auch für andere Gruppen (z. B. Gastropoden- und Insekten-Parasiten) aufzeigen.

Daß die zahlreichen und z. T. hochspezialisierten Parasiten aus der Klasse Phasmidia (Abb. 1) auf saprobionte, freilebende und mit den oben genannten Adaptationen ausgerüstete Rhabditina zurückgehen, verraten sie (neben zahlreichen morphologischen Kriterien) auch durch eine Reihe biologisch-ökologischer Reminiszenzen. So leben die freilebenden Larvenstadien (vielfach Larve I bis Larve III) vieler parasitischer Rhabditina und Strongylina als typische Saprobionten und „Bakterienfresser" in sich zersetzender organischer Substanz, besitzen ein Dauerstadium, das stets von der Larve III gebildet wird und zeigen vielfach ein Verhalten, das ganz dem „winkender" *Rhabditis*-Larven entspricht, so z. B. bei *Strongyloides, Ancylostoma* u. a. Dadurch gewinnen sie Kontakt mit einem Wirtstier, das dann häufig percutan — also durch Einbohren in die Haut — infiziert wird, ganz so, wie es die Larven der saprobionten Art *Rhabditis strongyloides* bei den Mäusen tun (s. o.). CHABAUD (1955) hat im Anschluß an MAUPAS in einer vergleichenden Darstellung der Entwicklungs- und Infektionsweise aller in Vertebrata parasitierender Nematoden nachweisen können, daß all die zahlreichen und z. T. hochevoluierten Parasiten aus der Gruppe der Phasmidia (siehe Abb. 1) daran festhalten, den Endwirt mit der Larve III (der typischen „Dauerlarve" freilebender Rhabditina) zu infizieren, auch wenn der Entwicklungsgang durch Einschaltung von Zwischenwirten (dort Entwicklung der Larvenstadien I bis III oder II bis III) oder durch Absolvierung eines Teiles der Larvalentwicklung (Larve I bis III) im Schutze der Eischale abgewandelt ist.

Daß nahezu alle Etappen der Entwicklung zum Endoparasiten sich bei den Phasmidia in so überraschender Vollständigkeit aufzeigen lassen, beruht im wesentlichen darauf, daß dieser Weg mehrfach und zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte von den freilebenden praeadaptierten Formen ausgehend beschritten wurde, so daß wir heute verschieden weit „vorangekommene" Wellen der Parasit-Werdung beobachten können. Dabei sind die am wenigsten abgeleiteten Formen vielfach die phylogenetisch jüngsten, die noch die wenigsten „Postadaptationen" an den Parasitismus aufweisen und somit „Modelle" für bestimmte Etappen inzwischen weiterspezialisierter Gruppen abgeben können (OSCHE 1961, p. 379).

Ist somit für die Phasmidia eindeutig der Beweis zu erbringen, daß die von den saprobionten, freilebenden Formen erworbenen Adaptationen als Praeadaptationen für den Schritt zu einer endoparasitischen Lebensweise tatsächlich „benutzt" worden sind, so läßt sich für die Gesamtheit der Nematoden

darüber hinaus auch aufzeigen, wie notwendig diese Praeadaptationen waren und welch entscheidende Rolle sie gespielt haben. Man kann heute im Anschluß an v. Linstow (1905) und vor allem Chitwood (1950) die Nematoden auf zwei große Klassen verteilen, die Phasmidia (oder Secernentea) und die Aphasmidia (oder Adenophorea) (vgl. für das Folgende Abb. 1). Vergleicht man die Biotope der einzelnen Vertreter dieser Gruppen, so ergibt sich, daß die in beiden auftretenden zahlreichen freilebenden Formen bei den Phasmidia nahezu ausschließlich terrestrisch bei den Aphasmidia überwiegend aquatil (im Süßwasser) oder marin leben. Ausgesprochen saprozoisch lebende Formen, unter den terrestrischen Phasmidia weit verbreitet, finden sich bei den Aphasmidia nur sehr selten. Das liegt schon daran, daß typische saprobe Substrate mit den oben genannten Extremcharakteren im Wasser und vor allem im Meer weit rarer sind. Da nun aber gerade die in extrem saproben Substraten auftretenden Bedingungen nach dem oben Gesagten die Herausbildung der für den Endoparasitismus der Nematoden nötigen komplexen Praeadaptation ermöglichten, muß die Ausgangsposition für die aquatilen und marinen Aphasmidia in dieser Beziehung wesentlich ungünstiger gewesen sein. In der Tat waren die Aphasmidia auf dem Weg zum Endoparasitismus auch weit weniger erfolgreich. Ein Blick auf die Abb. 1 zeigt, daß der Fülle parasitischer Gruppen innerhalb der Phasmidia bei den Aphasmidia nur einige wenige parasitische Einheiten gegenüberstehen. Unter diesen sind die Mermithoidea hier noch auszuklammern, da sie auf die überwiegend terrestrischen Dorylaimoidea zurückgehen, die als Pflanzenparasiten schon gewisse Praeadaptationen an den Parasitismus aufwiesen. Die an sich schon wenigen parasitischen Gruppen der Aphasmidia sind darüber hinaus noch relativ artenarm und wenig gegliedert. So umfassen die Dioctophymatina nur 5 Genera mit insgesamt 32 Arten, die Trichuroidea 11 Gattungen mit 266 Arten. Demgegenüber kennt man allein bei den Oxyuroidea (bei weitem nicht die stärkste Gruppe der parasitischen Phasmidia) allein rund 110 Genera, von denen 220 Arten allein in Arthropoden parasitieren, von den zahlreichen parasitischen Oxyuroidea der Vertebraten ganz zu schweigen. Avertebraten werden (abgesehen von den auf terrestrische Vorfahren zurückgehenden Mermithoidea s. o.) von den Aphasmidia als Endwirte überhaupt nicht benutzt, was in Anbetracht der Fülle mariner Anneliden, Arthropoden und Mollusken um so mehr überrascht, als die terrestrischen Vertreter dieser Avertebratengruppen von den Phasmidia reich parasitiert werden. Somit sind es unter den marinen Gruppen fast allein die Vertebraten, die parasitiert werden, davon jedoch wieder der Großteil von ursprünglich terrestrisch „entstandenen" Parasiten (Spirurida, Ascaridoidea). Ob es richtig ist, daß gar „all the parasites of marine vertebrates ... represent what is essentially an extension of terrestrial parasitism into the ocean", wie Christie (1960, p. 10) annimmt, sei noch dahingestellt.

Dieser Überblick mag zeigen, wie unendlich viel schwieriger der Schritt zum Endoparasitismus für marine und aquatile Formen (Aphasmidia) bei den Nematoden gewesen sein muß und wie selten (im Gegensatz zum polyphyle-

tischen Parasitismus der Phasmidia) dieser Schritt vollzogen werden konnte. Das kommt auch darin zum Ausdruck, daß uns „verbindende Glieder" zu den höchst abgeleiteten parasitischen Aphasmidia-Gruppen Trichuroidea und Dioctophymatina (siehe Abb. 1) völlig fehlen, eben weil jüngere Besiedlungswellen, die „Modelle" abgeben könnten, nicht existieren. Da es bei aquatilen und marinen Formen weder eine Dauerlarve (= besonders gestaltete Larve III) im oben gekennzeichneten Sinne, noch ein Phoresie-Verhalten gibt (das Vorkommen bestimmter adulter Monhysteroidea und Chromadoroidea im Kiemenraum von Krebsen und Asseln stellt eine andersartige „Vergesellschaftung" dar; siehe KINNE und GERLACH 1953 und OSCHE 1955), gilt bei den endoparasitischen Aphasmidia im klaren Gegensatz zu den Phasmidia daher weder das „Gesetz", daß der Endwirt stets von einer Larve III infiziert wird (CHABAUD 1955), noch findet sich eine percutane Infektionsweise.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Das praeadaptive Plateau, von dem aus die freilebenden Nematoden zum Endoparasitismus übergegangen sind, bestand aus einem Komplex von Adaptationen an das Leben im stark saproben Substrat. Wo diese Lebensweise weit verbreitet vorkam und vorkommt, ist die Schwelle zum Endoparasitismus mehrfach überschritten worden und wird es noch (Phasmidia), wo sie — und damit auch die nötige Praeadaptation — rar ist oder fehlt, ist es nur sehr selten und jeweils einmalig gelungen, den Weg zum Endoparasitismus einzuschlagen (Aphasmidia), weshalb wir in diesen Fällen über die Basisgruppen und ihre Lebensweise nichts aussagen können. Deutlicher und in einem solchen Umfang wie bei den in ihrer Grundorganisation doch so einheitlichen Nematoden läßt sich die Bedeutung der Praeadaptation für den Erfolg eines einschneidenden Lebensraumwechsels wohl kaum demonstrieren.

Inwieweit auch bei anderen Tierklassen der Weg zum Endoparasitismus von saprozoisch lebenden Formen ausging, bleibt im Einzelfall zu untersuchen. Bei den endoparasitisch lebenden Dipterenlarven z. B. liegen jedenfalls die Verhältnisse durchaus vergleichbar.

Die „konstitutionelle Praeadaptation", ihr Ursprung und die sich für die Evolution ergebenden allgemeinen Konsequenzen

Die beiden ausführlicher besprochenen Beispiele für extremen Lebensraumwechsel (verbunden mit einem Wechsel natürlich auch der Lebensweise) setzen, wie andere entsprechende Fälle auch, einen Komplex von Praeadaptationen voraus. Diese sind als Postadaptationen im alten Lebensraum entstanden, der so beschaffen war, daß es zu einer Summierung einzelner Postadaptationsschritte kommen konnte. Erst der so erreichte Komplex von Adaptationen erlaubt die Besiedlung des neuen Lebensraumes oder die Ausübung der neuen Funktion. Bewußt überspitzt formuliert, könnte man im Hinblick auf die beiden herangezogenen Beispiele sagen: Ohne seichte, sauerstoffarme und leicht austrocknende Gewässer „keine" Eroberung des Landes durch die

Crossopterygier — oder — ohne extrem saprobe Substrate „kein" Weg zum Endoparasitismus bei den Nematoden.

Der entscheidende Faktor für die komplexe, konstitutionelle Praeadaptation ist demnach der alte Lebensraum oder der alte Funktionskreis. Er muß zufällig so beschaffen sein, daß die dort sukzessive erworbenen Postadaptationen gleichzeitig eine komplexe Praeadaptation für einen andersartigen Lebensraum oder eine andersartige „Funktion" ergeben. Es ist in der Tat Zufall, daß das Leben im saproben Substrat von den Nematoden sowohl physiologische, als auch biologisch-ökologische Anpassungen verlangt, die in summa denen entsprechen, die auch ein Parasit wenigstens als „Basis" unbedingt benötigt. So läuft das Praeadaptationsphänomen in diesem Bereich (komplexe, konstitutionelle Praeadaptation) letztlich auf eine „Zufallskorrelation" der Lebensbedingungen im alten, bereits bewohnten und im neuen erst zu erobernden Biotop (oder Funktionskreis) hinaus. CARTER (1951, p. 283) spricht in ähnlichem Zusammenhang von der „...chance correlation between the characters evolved in the first environment and the characters it needs in the second environment...", betont also die Zufallsbeziehungen der Eigenschaften. Da diese jedoch im Wechselspiel mit den Erfordernissen im alten Lebensraum durch Selektion entstanden sind, stellen sie meiner Meinung nach nur den Ausdruck der Zufallsbeziehungen der Lebensräume selbst dar.

Entsprechende Überlegungen, wie sie hier vor allem für den „ökologischen Bereich" der Praeadaptation angestellt wurden, gelten in gewissen Grenzen auch im „morphologischen Bereich" (im Zusammenhang mit dem „Funktionswechsel"). Hier kann man, wohl auch im Sinne BOCKS, sagen: Ohne Verlängerung des Coronoidfortsatzes des Dentale (als „Antwort" auf die Erfordernisse besserer Muskelansatzstellen) kein sekundäres Kiefergelenk und keine „Gehörknöchelchen" (vgl. oben). Auch hier ist es Zufall, daß Strukturen, die einen besseren Muskelansatz gewährleisten, nebenbei eine Verbindung zwischen Unterkiefer und Squamosum ergaben, welche Praeadaptation dann den Funktionswechsel erlaubte. BOCK selbst schreibt (1959, p. 201) „...the acquisition of any particular preadapted form by a structure is strictly fortuitous".

Wenn man dem Praeadaptationsphänomen einige allgemeine Bedeutung für das Evolutionsgeschehen zugesteht — und ich glaube gerade viele „bedeutendere" Evolutionsschritte sind ohne komplexe Praeadaptation nur schwer vorstellbar —, dann haben wir in ihm einen weiteren „Zufallsfaktor" vor uns, der wie die Mutation, die Elimination und andere Zufallsfaktoren bei der Evolution der Organismen mit im Spiele ist.

Schema einer Evolution mit Praeadaptation

Das Praeadaptationsphänomen und besonders die komplexe konstitutionelle Praeadaptation spielt im Evolutionsgeschehen vor allem dann eine große Rolle, wenn einschneidende Veränderungen in der Umweltsbeziehung eines Organismus dabei mit entscheidend sind, was in der Regel „transspezifische

Evolution" (RENSCH) zur Folge hat. Es sei daher hier ein „Evolutionsschema" entworfen (Abb. 2), das die im Zusammenhang mit der Praeadaptation sich ergebenden weiteren, allgemeinen Konsequenzen übersichtlich darstellen soll. Die zeichnerische Darstellung ist in Anlehnung an ein Evolutionsschema von SIMPSON (1953, p. 337, fig. 44) und an BOCKS „Model of macroevolutionary change" (1959, p. 208, fig. 5) ausgeführt, berücksichtigt jedoch weitere Fakten.

Verfolgen wir eine Population, die in einem seit längerem besiedelten Biotop lebt und sich diesem durch sukzessive Postadaptationen immer weiter anpaßt, sich so von Punkt *A* nach Punkt *B* und *C* bewegend (vgl. Abb. 2). Auf

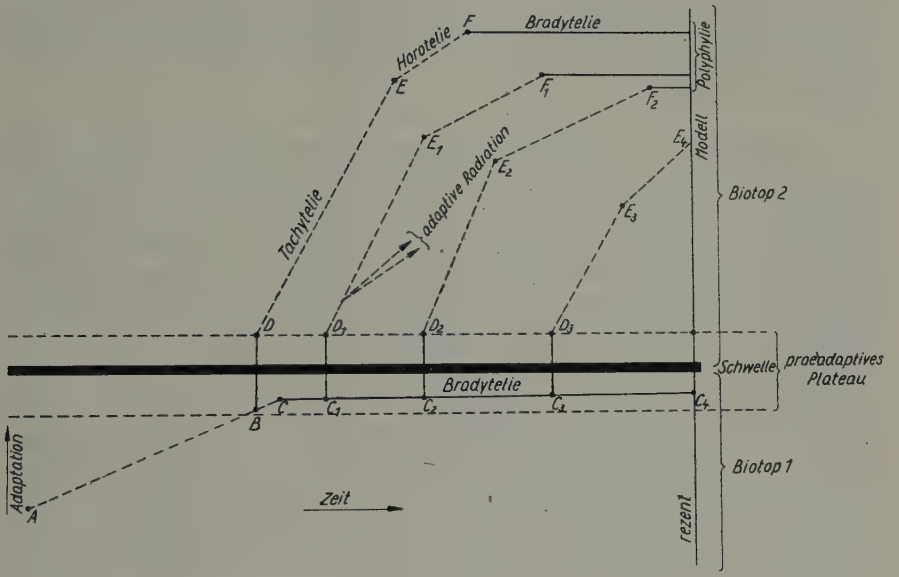


Abb. 2. Evolutionsschema mit „Praeadaptation". Erklärung im Text S. 42—45.

dieser Strecke wandelt die Population ständig ab, da jeder neue (Post-)Adaptationsschritt (mutativ) positiven Selektionswert hat und sich somit ausbreitet. Dadurch kommt es im Laufe der Zeit zu einem langsamen Wandel der Charaktere der Population, zu einem Evolutionsmodus, den SIMPSON „phyletische Evolution" nennt. Schließlich erreicht die Population im Punkte *C* ein Maximum an Adaptationen (einen „Klimax-Zustand") an den alten besiedelten Lebensraum, steht also im vollen „Gleichgewicht" mit der Umwelt und verändert sich bei der nun herrschenden und das Erreichte stabilisierenden „centripetalen Selektion" (SIMPSON) nicht mehr oder nur noch sehr langsam (= „bradytelische Evolut." nach SIMPSON). Solange der Lebensraum unverändert bleibt, kann sich die Art dort als „Dauertypus" halten (Strecke *C* bis C_4). Während der zunehmenden Postadaptationen, also irgendwo auf der Strecke zwischen *A* und *C* (z. B. auch in *B*) kann die Population einen Komplex von Eigenschaften aufweisen, der als „konstitutionelle Praeadaptation" die Besiedlung eines neuen, andersartigen Lebensraumes (oder den Erwerb

einer neuen Funktion) möglich macht, wodurch ein Teil der Population in eine neue „adaptive Zone" (SIMPSON) gelangen kann. Von diesem „praeadaptiven Plateau" aus kann die „Schwelle" (dicke horizontale Linie in Abb. 2) zum neuen Lebensraum (oder zur neuen Funktion) entweder ohne weitere Änderungen überschritten werden oder es bedarf dazu einer (oder einiger) „Schlüsselmutation", die den neuen Lebensraum (oder die neue Funktion) letztlich zugänglich macht.

Eine solche „Schlüsselmutation" brauchte weder postadaptiv für den alten Lebensraum zu sein, noch wäre sie postadaptiv für den neuen, da dieser ja noch nicht erobert ist. So könnte bei den Nematoden z. B. die Fähigkeit, sauer reagierendem Milieu (wie es im Magen der Wirbeltiere auftritt) wenigstens kurzfristig zu widerstehen, eine solche Schlüsselmutation sein, die bestimmte Wirte (dank aller anderen Praeadaptationen) erst letztlich zugänglich macht.

Die Population im alten Biotop kann das praeadaptive Plateau infolge weiterer Postadaptationen (= Spezialisationen) im Verlauf der Evolution auch wieder verlassen (weitere Entwicklung von *B* nach *C*), so daß dieses unter Umständen nur kurze Zeit existierte und dann natürlich nur schwer zu rekonstruieren ist. Liegt das praeadaptive Plateau jedoch nahe dem „Klimaxstadium" der Adaptation an den alten Biotop (*C* bis *C*4), so bleibt es erhalten, und es kann von ihm aus die Schwelle zum neuen Lebensraum wiederholt überschritten werden, was zu einem polyphyletischen Erwerb des neuen Biotops oder der neuen Funktion führt (*B* zu *D*, *C*1 zu *D*1, *C*2 zu *D*2, *C*3 zu *D*3). Darüber hinaus kann das praeadaptive Plateau von einer Gruppe von verwandten Arten besetzt sein, die sich jeweils in ihren Adaptationen an den alten Biotop und in ihren Potenzen (wenn auch oft nur gering) unterscheiden. So gibt es z. B. mehrere Gattungen saprozoischer Nematoden (*Rhabditis, Diplogaster, Cheilobus* u. a.), die alle „potentielle Parasiten" hervorbringen könnten. Es kann also vom praeadaptiven Plateau aus die Schwelle von unterschiedlichen Linien aus überschritten werden. Das sind die „multiple evolutionary pathways", die BOCK (1959) in diesem Zusammenhang diskutiert hat (und die in die Abb. 2 nicht aufgenommen sind, um übersichtlich zu bleiben). Vom praeadaptiven Plateau aus (Punkt *B* oder Punkte *C*) wird also der neue Lebensraum (oder die neue Funktion) einmal (zu Punkt *D*) oder mehrmals (Punkte *D*1, *D*2, *D*3) erworben. Im neuen Lebensraum (oder im Bereich der neuen Funktion) steht die Population nun unter dem Einfluß neuer Selektionskräfte und ist dort trotz aller Praeadaptation zunächst wohl stets im „Ungleichgewicht". Gelingt es jetzt nicht, Fuß zu fassen, dann stirbt die Form (im neuen Lebensraum!) aus oder aber sie erwirbt rasch neue Postadaptationen an den neuen Lebensraum (oder an die neue Funktion), was zu einer Erhöhung des Evolutionstempos („Tachytelie" nach SIMPSON) führt und damit relativ schnell zur Herausbildung „neuer Typen". SIMPSON spricht dann von „Quantenevolution", von der er selbst schreibt, daß sie nur erfolgt „...wenn eine Praeadaptation für eine effektiv mögliche neue Lebensweise besteht" (SIMPSON 1951, p. 295).

Durch diese raschen Postadaptationen im neuen Lebensraum (oder Funktionskreis) wird schließlich Punkt *E* (oder *E*1 bis *E*3) erreicht, womit die Art den neuen Lebensraum endgültig erobert hat und nun nicht mehr einem so starken Selektionsdruck ausgesetzt ist. Es werden sich nun langsamer („horotelisch" nach SIMPSON) weitere Postadaptationen einstellen (*E* bis *F*), bis schließlich ein neues „Maximum" an Anpassungen („Klimax-Stadium") erreicht ist und bei Konstanz des Lebensraumes (oder des Funktionskreises) bei wieder „centripetaler Selektion" die Entwicklung wieder „bradytelisch" verläuft (ab *F*, *F*1 oder *F*2).

Da der neu erworbene Lebensraum (oder die neu erworbene Funktion) nach der Überschreitung der Schwelle vielfach Postadaptationen in verschiedener Richtung zuläßt, kommt es dort zu „centrifugaler Selektion" (SIMPSON), (post-)adaptiver Radiation (in Abb. 2 nur bei *D*1 eingezeichnet) und damit zu einer „Virenzperiode" der betreffenden Gruppe.

Werden vom praeadaptiven Plateau aus später weitere Vorstöße in den neuen Lebensraum vorgetragen (polyphyletisch, *C*1 zu *D*1, *C*2 zu *D*2, *C*3 zu *D*3), so begegnen diese neuen „Besiedlungswellen" zwar bereits der Konkurrenz durch die Erstbesiedler, können aber unter Umständen auch Fuß fassen (zumal wenn sie sich neue „Nischen" erwerben). Da sie nun vielfach den gleichen oder doch recht ähnlichen (neuen) Selektionsbedingungen unterliegen wie ihre „Vorgänger", darüber hinaus noch wegen ihrer Verwandtschaft mit den Basisgruppen der „Erstbesiedler" über einen ähnlichen Potenzschatz verfügen, kommt es leicht zur „Parallelevolution". Es werden dann unabhängig voneinander recht ähnliche „Klimax-Zustände" der Adaptation erreicht, die es unter Umständen schwerfallen lassen, den polyphyletischen Charakter einer Endgruppe zu erkennen. So entstehen die sogenannten „grades" (nach HUXLEY 1958) der Systematiker, „Stadiengruppen", die phylogenetisch beurteilt in einzelne monophyletische „clades" (nach HUXLEY) aufzulösen sind.

Wird die Schwelle von einem erdgeschichtlich lange Zeit existierenden praeadaptativen Plateau aus mehrfach aber zu sehr verschiedenen Zeiten überschritten, dann weisen die jeweiligen „Besiedlungswellen" verschieden weit fortgeschrittene Postadaptationen an den neuen Lebensraum auf (*E*4 gegenüber *F*2 und *F*1). Die jeweils jüngeren können dann als Modelle für „Durchgangsstadien" der phylogenetisch älteren Formen gelten, so die Selektionsbedingungen im neuen Lebensraum annähernd gleich geblieben sind und „Parallelevolution" vorliegt.

All diese für die Evolutionsforschung bedeutsamen Einzelfakten, die hier grob schematisch in ein „Bild" einbezogen sind, stehen mit dem Praeadaptationsphänomen in teils unmittelbarem Zusammenhang. Vor allem das Polyphylie-Problem, das in der modernen Evolutionsliteratur einen breiten Raum einnimmt, verdient hier besonders hervorgehoben zu werden. Gerade die Entstehung größerer systematischer Einheiten (transspezifische Evolution, Quantenevolution) steht sehr häufig in Beziehung zum Erwerb

eines neuen Lebensraumes, einer neuen Lebensweise oder einer neuen Funktion und dürfte daher zumindest vielfach die Existenz einer Praeadaptation zur Voraussetzung gehabt haben. Wenn dem so ist, dann ist geradezu zu erwarten, daß von einem praeadaptiven Plateau aus wiederholt der entscheidende Schritt über die „Schwelle" getan werden konnte, wir also mit Polyphylie rechnen müssen. In der Tat ist gerade in neuerer Zeit für viele bisher als natürliche Einheiten („clades") geltende Gruppen nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht worden, daß sie polyphyletischen Ursprungs sind. Bei manchen Gruppen ist die Diskussion über diese Frage in vollem Gange (z. B. für die Arthropoda). HUXLEY (1958) nennt in diesem Zusammenhang die Amphibien (über deren polyphyletischen Ursprung aus den Crossopterygiern siehe oben), Teleosteer, Reptilien u. a. (weitere Beispiele zur Frage „grades" und „clades" auch bei KERKUT 1960). Auch die typische Ausbildung des Mammalia-Kiefergelenkes und damit auch der Ohrknöchelchen soll von verschiedenen Therapsiden Reptilien unabhängig erworben sein (PATTERSON 1956). So sind die Mammalia „...anscheinend in vier verschiedenen Stämmen unabhängig voneinander aus säugetierähnlichen Reptilien entstanden (Symmetrodonten, Triconodonten, Docodonten und Multituberculaten)" (THENIUS und HOFER 1960, p. 34), von denen jedoch nur die auf die Symmetrodonta zurückführbaren Pantotheria (Marsupialia und Placentalia) und die noch nicht sicher abzuleitenden Monotremata heute noch existieren. Auf kleinere Gruppen bezogen sollen z. B. die Pinnipedia unabhängig voneinander auf terrestrische Ursidae und Lutrinae zurückgehen (MCLAREN 1960, THENIUS und HOFER sind anderer Meinung). Auch die Cetacea sollen mit ihren beiden Gruppen Odontoceta und Mysticoceta diphyletischen Ursprungs sein (SLIJPER 1958, siehe THENIUS und HOFER 1960). Bei der Entstehung all dieser Gruppen lag jeweils ein einschneidender Lebensraumwechsel vor. Sicherlich sind auch manche höheren Gruppen der parasitischen Nematoden (die Strongylina z. B. und die Ascaridina, siehe Abb. 2) polyphyletische „grades", deren Auflösung in zahlreichere monophyletische „clades" wegen der herrschenden Parallelentwicklung außerordentliche Schwierigkeiten bereiten wird (OSCHE 1960, p. 379).

Ohne die Aufzählung weiterer Beispiele mag dieser kursorische Überblick schon zeigen, wie innig das Praeadaptationsphänomen mit zahlreichen weiteren wesentlichen Phänomenen der Evolution verflochten ist und wie lohnend es sein wird, die für viele und vor allem „größere" Evolutionsschritte nötige praeadaptive Plattform näher zu analysieren und so dem Praeadaptationsphänomen die Beachtung zu widmen, die es verdient.

Schrifttum

Das Verzeichnis ist geteilt in:

A. Zum Praeadaptationsphänomen oder zu allgemeinen Evolutionsfragen Stellung nehmende Literatur.

B. Literatur, die in den Einzelbeispielen besprochene Fakten bringt.

A.

Bock, W. J.: Preadaptation and multiple evolutionary pathways. Evolution **13** (1959) 194—211.

Carter, G. S.: Animal Evolution. Sidgwick & Jackson, London (1951) 368 pp.

Cuenot, L.: La genèse des espèces animales. F. Alcan, Paris (1911, 1921, 1932).

— L'adaptation. Doin, Paris (1925).

— L'évolution biologique, les faits, les incertitudes. Paris (1951).

Davis, D. D.: Comparative anatomy and the evolution of vertebrates. In: Jepsen, Mayr, Simpson: Genetic, palaeontology and evolution. Princeton Univ. Press. (1949).

Dobzhansky, Th.: What is an adaptiv trait. Amer. Natural. **90** (1956) 337—347.

— Die Entwicklung zum Menschen. Parey Hamburg (1958) 407 pp.

Goldschmidt, R.: The material basis of evolution. New Haven, Yale Univ. Press. (1940).

Haecker, V.: Pluripotenzerscheinungen. Fischer Jena (1925).

Harms, I. W.: Wandlungen des Artgefüges unter natürlichen und künstlichen Umweltbedingungen. Heine Tübingen (1934) 212 pp.

— Die Realisation von Genen und die consecutive Adaptation I. Z. wiss. Zool. **133** (1929) 211—397.

Heberer, G.: Theorie der additiven Typogenese. In: Heber, Die Evolution der Organismen. Fischer Jena, 2. Aufl. (1957).

Hertwig, P.: Anpassung. Vererbung und Evolution. Ber. Verh. sächs. Akad. Wiss. Leipzig. math.-naturw. Klasse **103** (1959) 1—35.

Huxley, J.: Evolution the modern synthesis. Allen u. Unwin London (1948).

— Evolutionary processes and taxonomy, with special reference to grades. In: Hedberg, Systematic of to-day. Proc. symp. Univ. Upsala (1958).

Just, G.: Zur Phylogenese von Anpassungscharakteren. Zool. Anz. Suppl. **7** (1934) 126 bis 133.

— Über die Phylogenese spezialisierter Anpassungen. 12. Internat. Congr. de Zoologie Lisabonne (1935) 35—50.

— Weitere Untersuchungen zur Phylogenese spezialisierter Anpassungen. Zool. Anz. Suppl. **9** (1936) 336—343.

Kerkut, G. A.: Implications of evolution. Pergamon Press Oxford (1960) 173 pp.

Kiriakoff, S. G.: Das Vavilovsche Gesetz, die Taxonomie und die Zoogeographie. Zool. Anz. **156** (1956) 277—284.

Kosswig, C.: Die Evolution von Anpassungsmerkmalen bei Höhlentieren. Zool. Anz. **112** (1936) 148—155.

— Genetische Beiträge zur Praeadaptationstheorie. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul (B), **13** (1948) 176—209.

— Zur Phylogenese sogenannter Anpassungsmerkmale bei Höhlentieren. Int. Revue ges. Hydrobiol. **45** (1960 a) 493—512.

— Darwin und die degenerative Evolution. Abh. u. Verh. d. Naturw. Ver. in Hamburg, N. F. **4** (1960 b) 21—42.

— Bemerkungen zum Phänomen der intralakustischen Speciation. Zool. Beitr. N. F. **5** (1960 c) 497—513.

Lattin, G. de: Über die Evolution von Höhlentiercharakteren. 1. Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf.-Freunde Berlin 1939, 11—41.

Mayr, E.: Chairmans introduction to the symposion on adaptive evolution. 12. Internat. Ornithol. Congr. Helsinki **2** (1960) 495—498.

— E. G. Linsley and R. L. Usinger: Methods and principles of systematic Zoology. New York, Toronto, London 1953, 325 pp.

Osche, G.: Die Praeadaptation freilebender Nematoden an den Parasitismus. Zool. Anz. Suppl. **19** (1956) 391—396.

— Aufgaben und Probleme der Systematik am Beispiel der Nematoden. Zool. Anz. Suppl. **24** (1961) 329—384.

Parr, A. E.: Adaptiogenese und Phylogenese; zur Analyse von Anpassungserscheinungen und ihrer Entstehung. Abh. Theor. Organ. Entwicklg. **1** (1926) 1—60.
Pavlovsky, E. N.: On the processes of organism adaptation to new environmental conditions in free and parasitic life. Ž. obšč. Biol. **20** (1959) 329—343 (russisch).
Pittendrigh, C. S.: Adaptation, natural selection and behaviour. In: Roe and Simpson (1958).
Rabaud, E.: Transformisme et adaptation. Bibl. d. Philosoph. scientif. Flammarion Paris (1942) 265 pp.
Remane, A.: Die Theorie sprunghafter Typenneubildung und das Spezialisationsgesetz. Naturwissenschaften **35** (1948) 257—261.
— Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vgl. Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig (1952).
— Diskussionsbemerkungen. Zool. Anz. **162** (1959) 226—227.
— Gedanken zum Problem: Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parallelität. Zool. Anz. **166** (1961) 447—465.
Rensch, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart 1954, 436 pp.
Rieger, R., und A. Michaelis: Genetisches und cytogenetisches Wörterbuch. Springer Berlin (1958) 648 pp.
Roe, A., and G. G. Simpson: Behaviour and evolution. New Haven (1958).
Romer, A. S.: Explosive evolution. Zool. Jb. (Syst. Ök. Geogr.) **88** (1960) 79—90.
Simpson, G. G.: Zeitmaß und Ablaufformen der Evolution. Göttingen 1951, 331 pp.
— The Baldwin-Effect. Evolution **7** (1953) 110.
— The major features of evolution. Columbia Univ. Pr. New York (1953).
— Auf den Spuren des Lebens. Colloqu. Verl. Berlin (1957).
Schindewolf, O. H.: Grundfragen der Paläontologie. Schweizerbart Stuttgart (1950).
Starck, D.: Neuere Ergebnisse der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Taxonomie, erläutert an der Trigeminus-Muskulatur der Vögel. J. f. Ornithologie **100** (1959) 47—59.
Theilhard de Chardin, P.: Der Mensch im Kosmos. Beck München (1959).
Vavilov, N.: The law of homologous series in variation. J. Genetics **12** (1922) 47.
Waddington, C. H.: Evolutionary adaptation. Acta Soc. Zool. Bohemosloven **23** (1959) 289—306.
Wahlert, G. v.: Die Bedeutung von Verhaltensmutationen für die Evolution. Jahrbuch der Bremischen Wissenschaft **1** (1955) Bremen.
— Weitere Untersuchungen zur Phylogenie der Schwanzlurche. Zool. Anz. Suppl. **20** (1956) 347—352.
Wickler, W.: Die ökologische Anpassung als ethologisches Problem. Naturwiss. **46** (1959) 505—509.
— Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschritte d. Zool. **13** (1961) 303—364.

B.

Baer, J. G.: Ecology of animal parasites. Urbana (1952) 224 pp.
Bennett, J.: A comparison of selective methods and a test of the pre-adaptation hypothesis. Heredity **15** (1960) 65—77.
Chabaud, A. G.: Essai d'interprétation des cycles évolutifs chez les Nématodes parasites de vertébrés. Ann. Parasit. hum. et comp. **30** (1955) 83—126.
Christie, J. R.: The role of the nematologist. In: Sasser and Jenkins, Nematology. Univ. N. Carolina Press (1960) 8—11.
Goldschmidt, R. B.: Glooworms and evolution. Rev. Scientif. **75** (1948) 607—612.
— Eine weitere Bemerkung über Glühwürmer und Evolution. Naturwissenschaften **38** (1951) 437.
Handlirsch, A.: Die fossilen Insekten und die Phylogenese der rezenten Formen. Leipzig 1908.

Harms, J. W.: Die Realisation der Gene und die consekutive Adaptation. 4. Experimentell hervorgerufener Medienwechsel. Z. wiss. Zool. **146** (1935) 417—462.

Heikertinger, Fr.: Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. Fischer Jena (1954).

Jarvik, E.: Théories de l'évolution des Vertébrés. Masson Paris (1960) 104 pp.

Kinne, O.: Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch-biologische Bedeutung. Biol. Zentralbl. **75** (1956) 314—326.

— und S. A. Gerlach: Ein neuer Nematode als Kommensale auf Brackwassergammariden, *Gammarinema gammari* n. g. n. sp. (Monhysteridae). Zool. Anz. **151** (1953) 192—203.

Kuhn-Schnyder, E.: Geschichte der Wirbeltiere. Basel (1953) 154 pp.

McLaren: Are the Pinnipedia biphyletic? System. Zool. **9** (1960) 18—28.

Mengert, H.: Nematoden und Schnecken. Z. Morph. Ök. Tiere **41** (1953) 311—349.

Osche, G.: Über die Vergesellschaftung von Nematoden und Crustaceen. Zool. Anz. **155** (1955) 253—262.

— Untersuchungen über die Morphologie vor allem des „Lippenapparates" von *Paraspidodera uncinata* aus d. Meerschweinchen. Ein Beitrag zur Phylogenese zusammengesetzter Komplexorgane (Synorganisation). Z. Morph. Ök. Tiere **45** (1956) 250 bis 274.

— Der Weg vom freilebenden Tier zum Parasiten. Umschau in Wissensch. u. Technik **56** (1956) 403—405.

— Morphologische, biologische u. ökologische Beiträge zur Phylogenie parasitischer Nematoden. Symposia on Comp. Biology of the Kaiser-Foundation Research Inst. (San Francisco) (1962) im Druck.

Patterson, B.: Early Cretaceous mammals and the evolution of the mammalian molar teeths. Fieldiana, Geology **13** (1956) 1—105.

Reese, G.: Geobotanische Bedeutung der Chromosomenzahl und Chromosomenstruktur. Naturwiss. Rundschau **14** (1961) 140—145.

Rogers, W. P.: The physiological basis of parasitism. Rep. Aust. a. New Zealand Advanc. Sci. **30** (1955) 105—120.

Romer, A. S.: Man and the vertebrates. Univ. Press Chicago (1941).

Sachs, H. G.: Die Nematodenfauna der Rinderexkremente. Zool. Jb. (Syst. Ök. Geogr.) **79** (1950) 211—271.

Szidat, L.: Versuch einer Analyse des Problems der Anpassung von Meerestieren an das Süßwasser. Arch. f. Hydrobiol. **54** (1958) 174—208.

Stammer, H. J.: Ökologische Wechselbeziehungen zwischen Insekten und anderen Tiergruppen. Ber. 7. Wanderverslg. Deutsch. Entomol. Berlin (1955) 12—61.

Starck, D.: Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag z. Problem d. Formenwandels d. Säugerschädels. Z. wiss. Zool. **157** (1953) 169—219.

— Diskussionsbemerkung. Zool. Anz. **162** (1959) 242—243.

Steiniger, F.: Katalepsie und visuelle Anpassung bei *Phyllium*. Z. Morph. Ök. Tiere **28** (1933) 1—51.

Thenius, E., und H. Hofer: Stammesgeschichte der Säugetiere. Springer Berlin (1960).

Völk, J.: Die Nematoden der Regenwürmer und aasbesuchenden Käfer. Zool. Jb. (Syst. Ök. Geogr.) **79** (1950) 1—79.

Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität Frankfurt/M.
(Direktor: Prof. Dr. Dietrich Starck)

Funktionelle Anpassung und Präadaptation

Von
Benno Kummer[1]

Mit 7 Abbildungen

Der Begriff „Anpassung" wird so häufig mit verschiedener Bedeutung benutzt, daß eine kurze Bemerkung zum derzeitigen Sprachgebrauch vorausgeschickt werden soll.

Mit diesem Ausdruck bezeichnet man 1. einen Zustand, 2. den Vorgang, der zu diesem Zustand des Angepaßtseins führt.

Wenden wir uns zunächst dem Zustand des Angepaßtseins zu, so zeigt sich, daß darunter so verschiedenartige Beziehungen zwischen einem „Merkmal" und seiner „Funktion" verstanden werden können, daß sich eine präzise und alle Erscheinungen umfassende Definition schwer geben läßt.

Die Vielseitigkeit beginnt bereits bei dem Begriff des „Merkmals". Darunter werden sowohl morphologische Kennzeichen wie Gestalt, Struktur, Färbung, als auch rein physikalische Eigenschaften wie Festigkeit, Elastizität, Konsistenz, Gewicht u. a., sowie darüber hinaus physiologische Eigentümlichkeiten wie Resistenz gegen abnorm hohe oder niedrige Temperaturen, Besonderheiten der Atmung, des Kreislaufs, der Sekretion und vieles andere zusammengefaßt.

Nicht weniger vielseitig ist der Begriff „Funktion". Er umfaßt einerseits eindeutig analysierbare physikalische und chemische Leistungen, seine Skala reicht aber auch bis zu komplexen und daher quantitativ kaum erfaßbaren Bedeutungen wie Abwehr von Feinden, Tarnung gegenüber Feinden oder Beutetieren, Anlockung des Geschlechtspartners oder Sicherung des Artbestandes, um nur einige zu nennen.

Angesichts dieser Vielfalt der Erscheinungen, die den Begriffen „Merkmal" und „Funktion" zugrunde liegen, ist es verständlich, daß eine klare und allgemeingültige Definition des Anpassungszustandes in der neueren Literatur überhaupt fehlt. Wenn immer dieser Terminus gebraucht wird, so wird anscheinend vorausgesetzt, daß seine Bedeutung schon allein durch den sprachlichen Ausdruck festgelegt sei und daher einer weiteren Erläuterung nicht bedürfe. Die allgemeine — offenbar auf W. Roux zurückgehende — Vorstellung ist, daß ein Organismus bzw. einer seiner Teile an eine bestimmte Funktion dann angepaßt ist, wenn gewisse Merkmale ihm eine besonders gute Wahrnehmung der Funktion gestatten. Die „gute Wahrnehmung der

[1] Professor Dr. Benno Kummer, Anatomisches Institut, Köln/Rhein.

Funktion" besteht vor allem darin, daß eine möglichst große Leistung mit einer möglichst geringen Organmasse erzielt wird (Maximum-Minimum-Prinzip von ROUX).

Ein entscheidendes Kriterium für den Zustand der Anpassung ist nach ROUX die Erhöhung der „Dauerfähigkeit" (= Überlebensfähigkeit) des angepaßten Organismus gegenüber einem weniger angepaßten. Diese Eigenschaft ist zweifellos eine natürliche Folge der Anpassung, sollte aber tunlichst nicht zu ihrer Definition herangezogen werden, sondern sie kann bestenfalls als Indiz mit angeführt werden.

Als Anpassungsvorgänge werden Erscheinungen beschrieben, die sich auf ganz verschiedenen Ebenen abspielen. Bei phylogenetischen Überlegungen wird in diesem Zusammenhang ganz allgemein unterstellt, daß es sich um eine Selektion genetisch fixierter, eine bestimmte Funktion begünstigender Merkmale handele. Darauf möchte ich jedoch hier nicht näher eingehen.

Eine zweite Möglichkeit ist die funktionelle Anpassung (ROUX), die darin besteht, daß ein Organ oder Organteil während der Ausübung seiner spezifischen Funktion und ausgelöst durch diese Funktion eine Umwandlung erfährt, die eine bessere Wahrnehmung der Funktion im Sinne des Maximum-Minimum-Gesetzes von ROUX zur Folge hat. Diese funktionelle Anpassung spielt bei der Ausbildung der Organsysteme im Laufe der Individualentwicklung zweifellos eine ganz wesentliche Rolle. Es versteht sich von selbst, daß sich ein Organ an eine Funktion nur dann anpassen kann, wenn es bereits imstande ist, dieser Funktion — aktiv oder passiv — in irgendeiner Weise zu genügen. Dabei muß das zur Diskussion stehende Organ keineswegs von jeher für diese bestimmte Funktion in Anspruch genommen worden sein, sondern es muß seinem Träger lediglich u. a. die Ausübung gerade dieser Funktion in mehr oder weniger vollkommener Weise gestatten. In einem solchen Fall liegt ein Funktionswandel im Sinne DOHRNs vor, d. h., die Gestalt, die unter der Funktion *A* geprägt wurde, kann, falls sich die Notwendigkeit dazu ergibt, eine neue Funktion *B* übernehmen. Sie ist in der Definition von SIMPSON (1953) und vor allem von BOCK (1959) für diese neue Funktion „präadaptiert".

Aus diesem Aspekt der Präadaptation ergeben sich einige Folgerungen, die ich an einer Gruppe von Befunden besprechen möchte, die in den letzten Jahren von BOCK (1959, 1960) und STARCK (1960) veröffentlicht wurden.

Damit kommen wir unter einem anderen Gesichtspunkt wieder auf das von Herrn OSCHE bereits zitierte Beispiel der Anlagerungsgelenke zwischen Unterkiefer und Schädelbasis bei Vögeln zurück. Diese sekundären Gelenke werden keineswegs immer von den gleichen Knochenelementen gebildet. Bei *Colius macrourus* L. steht der Processus internus mandibulae mit einem überknorpelten lateralen Gelenkfortsatz der Basitemporalplatte in Kontakt (STARCK 1960). BOCK (1960) beschreibt demgegenüber ähnliche Gelenkverbindungen zwischen dem medialen Unterkieferfortsatz und einem medi-

a l e n Gelenkfortsatz der Basitemporalplatte (*Ghymnogyps*). In einer sehr umfassenden systematischen Übersicht über das Vorkommen und die Morphologie dieses Basiarticulargelenks (Starck 1960) zeigt Bock außerdem, daß diese Bildungen in einzelnen Familien sicher nicht homolog sind. Verschiedene Stadien des Kontaktes zwischen dem Processus internus mandibulae und der Basitemporalplatte mit unterschiedlicher Ausbildung des Gelenks lassen sehr deutlich funktionelle Zusammenhänge erkennen. Dieses Gelenk kann sich nur dann bilden, wenn ein entsprechend langer Processus internus mandibulae vorhanden ist, der die Basitemporalplatte erreicht. Im Hinblick auf die Gelenkbildung kann demnach das Vorhandensein eines gut ausgebildeten medialen Unterkieferfortsatzes als Präadaptation angesehen werden. Der Processus internus ist vor der Ausbildung des Basiarticulargelenks keineswegs funktionslos. Seine Größe und Gestalt werden vielmehr

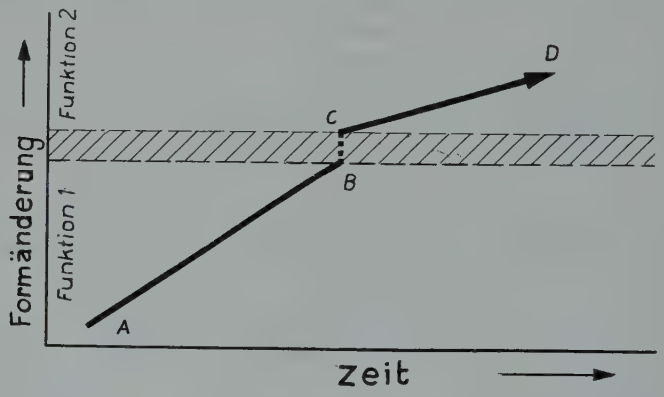


Abb. 1. Anpassung bei Funktionswechsel (wenig verändert nach einem Schema von Bock 1960). *A—B* Morphologischer Anpassungsvorgang an die Funktion 1. *C—D* Morphologischer Anpassungsvorgang an die Funktion 2. In dem schraffierten Bereich überschneiden sich die Funktionen 1 und 2. Bei Übernahme der Funktion 2 kann in kürzester Zeit eine erhebliche Formänderung erfolgen (*B—C*: funktionelle Anpassung). Der formale Vorgang ist unabhängig davon, ob die Formänderung erblich ist oder nicht

von der Kiefernmuskulatur geprägt, die ihrerseits jeweils an die speziellen Bedürfnisse der Nahrungsaufnahme angepaßt ist. Bock (1959) stellt diese Zusammenhänge folgendermaßen dar (Abb. 1). Die Ausbildung einer Struktur — in unserem Falle des Processus internus mandibulae — erfolgt zunächst unter dem Einfluß einer Funktion I (Muskelinsertion), die eine Anpassung bedingt. Das hat eine Formänderung zur Folge, in deren Verlauf die Struktur von Stadium *A* zu Stadium *B* übergeht. In *B* sei die „Schwelle der Präadaptation" erreicht, d. h., hier kann von der Struktur eine neue Funktion II (z. B. die Abstützung an der Schädelbasis) übernommen werden, weil sie jetzt erstmals die dazu nötigen Vorbedingungen erfüllt (indem sie Kontakt mit der Basitemporalplatte gewinnt). Die weitere Entwicklung steht nun in diesem Falle mehr oder weniger ausschließlich unter dem Einfluß der Funktion II. Die Folge davon ist eine neue Richtung der Anpassung: „Postadaptation" nach Bock (1959). Auf die Frage, wie wir uns den Anpassungsvorgang selbst

vorzustellen haben, gibt BOCK die Antwort, daß dies unter der Einwirkung einer „selection force" geschehe. Dabei hält er es durchaus für wahrscheinlich, daß das Auftreten eines Basiarticulargelenks bei der ersten Berührung zwischen Processus internus mandibulae und Basitemporalplatte ein „notwendiges phänotypisches Ergebnis" dieses Kontaktes „ohne direkte genetische Basis" gewesen sei. Später müsse allerdings die Ausbildung des Gelenks unter „genetische Kontrolle" geraten sein.

Diese Argumentation soll nun genauer analysiert werden. Zunächst ist hier eine an sich allgemein bekannte Tatsache angedeutet, die jedoch oft viel zu wenig beachtet wird, nämlich, daß der Phänotyp nicht allein durch das Genom, sondern auch durch funktionelle Beanspruchung im Laufe der Ontogenese geprägt wird. Es ist vielfach schwer, von der Art und dem Ausmaß der funktionellen Beanspruchung ein klares Bild zu gewinnen. Dies gelingt relativ am leichtesten bei den mechanischen Beanspruchungen, wie sie in sehr eindrucksvoller Weise im Bewegungsapparat, aber auch in den Organen des Blutkreislaufsystems auftreten.

Besonders eingehend sind die Beziehungen zwischen mechanischer Beanspruchung und Organgestalt am Bewegungsapparat der höheren Wirbeltiere, insbesondere des Menschen, untersucht worden. Das ist jedoch nur einer der Gründe, weshalb ich auf die funktionelle Anpassung des Säugerskeletts nun etwas näher eingehen möchte. Ein zweiter, vielleicht nicht weniger gewichtiger Grund ist die Tatsache, daß die gesamte Vertebraten-Paläontologie sich so gut wie ausschließlich auf Untersuchungen des knöchernen Skeletts aufbaut.

In diesem Zusammenhang erscheint es zweckmäßig, zunächst einmal das Ausmaß der Reaktionsmöglichkeit des Knochens auf mechanische Reize aufzuzeigen. Der Prozeß der funktionellen Anpassung des Knochens ist ein kybernetischer Vorgang. Zur Erklärung der ganzen Vielfalt der Anpassungsmöglichkeiten brauchen wir nur eine einzige Eigenschaft des Knochengewebes vorauszusetzen, nämlich, daß das Verhältnis der stets erfolgenden Knochenbildung zur gleichfalls unablässig ablaufenden Resorption von der lokalen Spannungsgröße im Knochen abhängt. Wird diese Voraussetzung als gegeben angesehen, so zeigt sich, daß bei einer bestimmten Spannungsgröße, die PAUWELS als „Grenzspannung" σ_g bezeichnet, An- und Abbau von Knochengewebe sich die Waage halten, so daß die Gesamtmenge gleich bleibt: der Knochen befindet sich im Fließgleichgewicht (Abb. 2). Innerhalb gewisser physiologischer Grenzen überwiegt bei höherer Spannung der Anbau, bei niedrigerer Spannung dagegen der Abbau. Dieses Verhalten des Knochengewebes wird durch die Beobachtung von Aktivitätshypertrophie und Inaktivitätsatrophie durchaus bestätigt. Demnach verhält sich der gesamte Knochen als Organ wie ein Regler (s. Abb. 3): höhere Spannung führt zu einer Massenzunahme, der Massenzuwachs wiederum läßt — bei gleichbleibender beanspruchender Kraft — die Spannung absinken. Unterschreitet die Spannung hierbei den Sollwert, so setzt eine gegensinnige Regulation ein. Dieses Spiel kann sich so lange fortsetzen, bis die Spannung sich

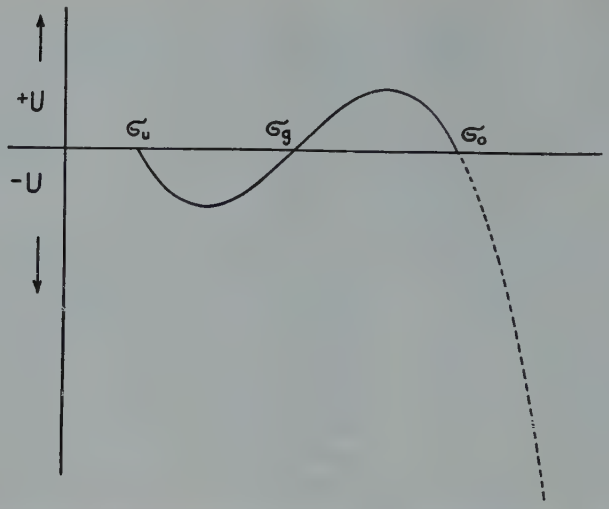


Abb. 2. Der Umbau des Knochens kann als eine Funktion der Spannungsgröße $U = f(\sigma)$ angesehen werden. Der Ansatz $U = a\ [(\sigma_g - \sigma_u)^2 \cdot (\sigma - \sigma_g) - (\sigma - \sigma_g)^3]$ (gezeichnete Kurve) gibt in erster Näherung die Reaktion des Knochengewebes auf Spannungsgrößen qualitativ richtig wieder. a = Konstante; U = Umbau (Anbau — Abbau); σ = Spannungsgröße; σ_g = „Grenzspannung" (Pauwels); σ_o = Maximalspannung, die vom Knochen ohne Schädigung vertragen wird; σ_u = Minimalspannung, auf die das Knochengewebe noch reagiert

auf den Sollwert eingependelt hat und der Knochen sich im Fließgleichgewicht befindet.

Ähnlich wie das Knochengewebe reagiert der Epiphysenknorpel. Seine Wachstumsrate ist abhängig von der lokalen Spannungsgröße. Infolgedessen sehen wir ein gleichmäßiges Wachstum an der Epiphysenplatte und demzufolge ein Knochenwachstum in Achsenrichtung nur bei zentrischer Beanspruchung der Wachstumsfuge mit gleichmäßig verteilten Druckspannungen (Abb. 4).

Pauwels hat gezeigt, daß unter Zugrundelegung dieses Mechanismus der funktionelle Bau des gesamten knöchernen Skeletts zwangsläufig zustande kommen muß.

Dieser funktionelle Bau betrifft: 1. Die Gesamtgestalt der Skelettelemente. Die Achsenform, vor allem der langen Röhrenknochen, zeigt eine Anpassung an die mechanische Beanspruchung insofern, als durch spezifische Krümmungen und Knickungen dafür gesorgt ist, daß in jedem Knochenabschnitt die jeweils maßgeblichen beanspruchenden resultierenden Kräfte nicht weit außerhalb der Knochenachse liegen. Damit werden die Biegebeanspruchung, und als Folge davon der Materialbedarf, klein gehalten. Diese Anpassung durch Achsenkrümmung kommt durch die bereits erwähnte Reaktionsweise des Epiphysenknorpels während des Längenwachstums der Knochen zustande. Ein keilförmiger Zuwachs (mit der Basis an der Seite der größten Spannungen) hat zur Folge, daß die Knochenachse nach der beanspruchenden Kraft hin gebogen wird, wodurch das Skelettelement in eine axiale Beanspruchung förmlich hineinwächst. Das gilt nicht nur für die nor-

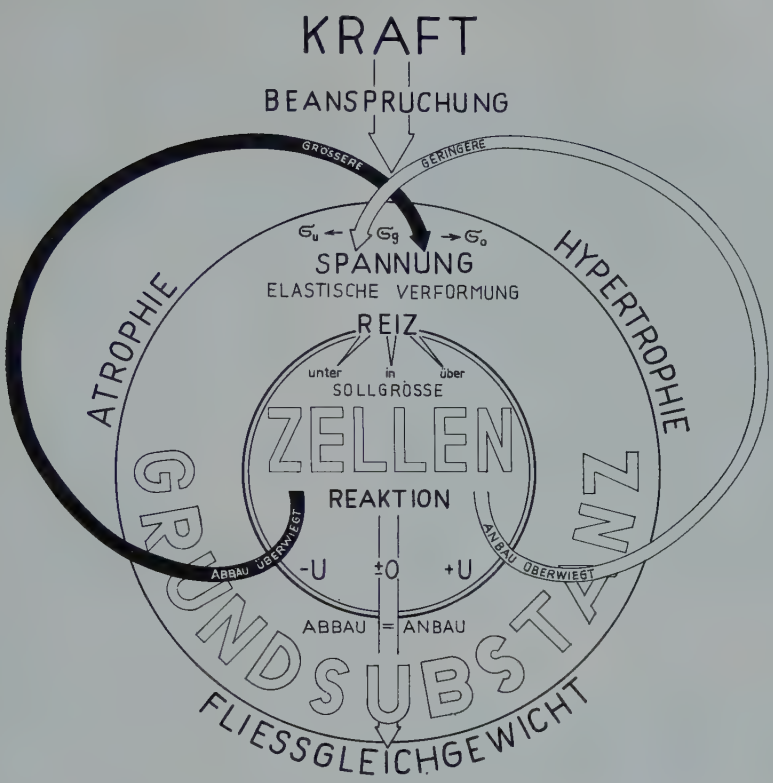


Abb. 3. Die Reaktion des Knochengewebes auf mechanische Beanspruchung ist ein Regelvorgang. Die zu regelnde Größe ist die Spannung σ, die jeweils auf die Sollgröße σ_g eingestellt wird. Störgröße ist die Beanspruchung des Knochens. Die Spannung geht einher mit einer elastischen Verformung der Grundsubstanz, die wiederum sehr kleine Formänderungen der Zellen zur Folge hat. Diese Formänderungen stellen den spezifischen Reiz dar. Bei Formänderungen, die durch Spannungen von der Größe σ_g bewirkt werden, ist der Knochenanbau gleich groß wie der Abbau; die Menge des Knochengewebes ist im Fließgleichgewicht. Bei kleineren Formänderungen (niedrigere Spannungen) überwiegt der Abbau (Inaktivitätsatrophie), bei größeren Formänderungen (höhere Spannungen) überwiegt der Anbau (Aktivitätshypertrophie). Wenn die äußere Beanspruchung gleich bleibt, wird die Spannung durch Atrophie erhöht, durch Hypertrophie dagegen herabgesetzt; so wird die Spannung auf den Wert σ_g eingestellt (umgezeichnet nach KUMMER 1962)

male Differenzierung des Skeletts, sondern in der gleichen Weise auch für abnorme Beanspruchungen, die dann folgerichtig zu abnormen Knochengestalten führen, die ihrerseits wieder an die besonderen Verhältnisse jeweils funktionell angepaßt sind.

Die Wirkung von lokaler Aktivitätshypertrophie und Inaktivitätsatrophie führt ferner dazu, daß auch die Querschnittsform des Knochens in einer erstaunlich weit ins Detail gehenden Weise an die mechanische Beanspruchung angepaßt ist. Es läßt sich eindeutig nachweisen, welche funktionelle Bedeutung in einem Fall der annähernd kreisrunde, im anderen Fall dreieckige Querschnitte von Röhrenknochen besitzen und wie sie zustande kommen (PAUWELS). Auch hier wieder zeigen sich nicht nur deutliche individuelle Unterschiede, sondern an Beispielen geradezu in grotesker Weise rachitisch verkrümmter Knochen wies PAUWELS (1949) nach, daß auch bei

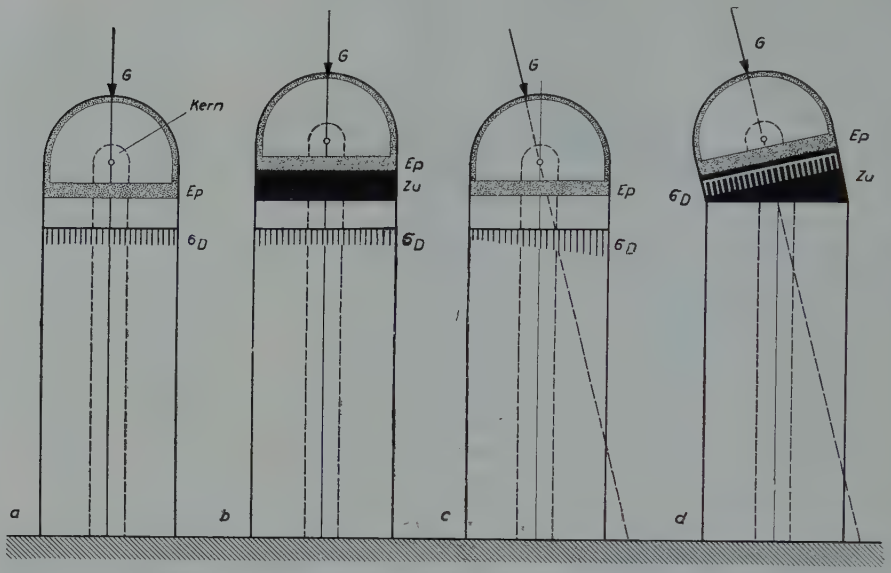
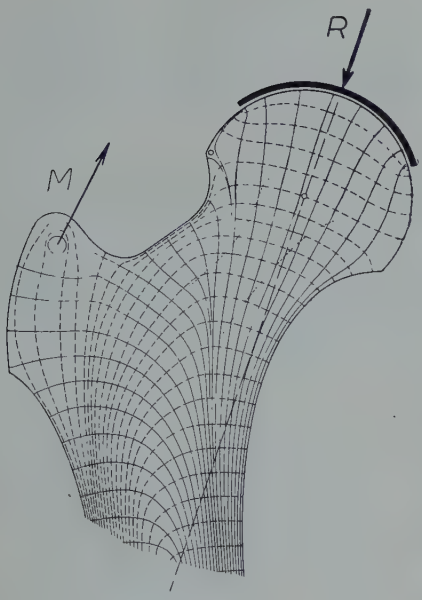


Abb. 4. Modelle zur Erklärung der Reaktion des Epiphysenknorpels (Ep) der Röhrenknochen auf die Art der Verteilung der Spannungen über den Querschnitt. a) bei axialem Angriff der belastenden Kraft G verteilen sich die Druckspannungen σ_D gleichmäßig über den Querschnitt. b) Bei gleichmäßiger Spannungsverteilung erfolgt auch der Knochenzuwachs (Zu) gleichmäßig über den Querschnitt; der Knochen wächst gerade in Achsenrichtung. c) Ist die Kraft G schräg zur Knochenachse gerichtet, so haben die Spannungen σ_D über den Querschnitt ungleiche Größe. Solange die Wirkungslinie von G im (gestrichelt eingezeichneten) Säulenkern bleibt, bestehen im gesamten Querschnitt Druckspannungen (σ_D). d) Bei ungleichmäßiger Spannungsverteilung (σ_D) über den Querschnitt erfolgt der Knochenzuwachs (Zu) an jeder Stelle proportional der Spannungsgröße. Dieser keilförmige Zuwachs bewirkt, daß die Achse des oberen Knochenendes in die Wirkungslinie der Kraft G eingestellt wird (verändert nach KUMMER 1959)

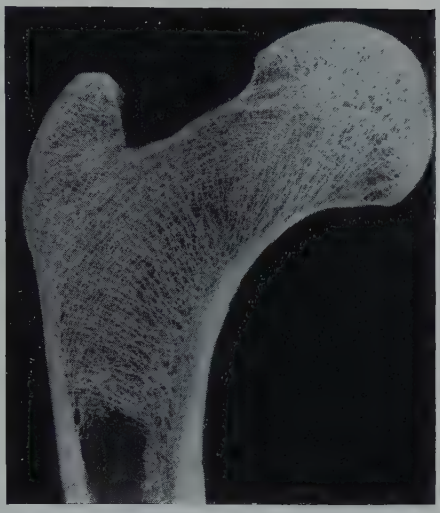
erheblich von der Norm abweichender Gestalt der Knochenquerschnitt bis in Einzelheiten an die Beanspruchungsverhältnisse angepaßt ist.

Ohne weiter auf Einzelheiten einzugehen, möchte ich noch hinzufügen, daß das gleiche auch für die Verteilung des Baumaterials sowohl über die Länge als auch über den Querschnitt des einzelnen Knochens gilt, was durch zahlreiche Beispiele belegt werden kann. Der Knochen stellt somit einen „Körper gleicher Festigkeit" dar, d. h., an jeder Stelle steht die Materialmenge im gleichen Verhältnis zur Beanspruchungsgröße.

2. Drückt sich der funktionelle Bau des Knochens auch in seiner Struktur aus? Unter diesem Gesichtspunkt ist insbesondere die Spongiosastruktur eingehend untersucht worden. Durch die Arbeiten von PAUWELS darf wohl die Diskussion um das Anordnungsprinzip der Bauelemente der Knochenspongiosa weitgehend als abgeschlossen angesehen werden. Es können keine ernsthaften Zweifel mehr gegen die Vorstellung erhoben werden, daß die Spongiosaelemente — Knochenbälkchen, -röhrchen und -platten — ein dreidimensionales spannungstrajektorielles Fachwerk bilden und in diesem keine Biegebeanspruchung erleiden. Ein solches trajektorielles Fachwerk bietet bei gegebener Beanspruchung und Festigkeit ein Maximum an Ökonomie.



a



b

c

Abb. 5. Trajektorielle Biegungsstruktur im coxalen Gelenkende des Säugerfemur. a) Spannungsoptisch ermittelter Trajektorienverlauf in einem Plexiglasmodell des menschlichen Femur bei Biegebeanspruchung. M = Muskelzug der Hüftabduktoren. R = Resultierende aus Muskelkraft und Körpergewicht: die maßgebliche, Femurkopf und -hals beanspruchende Kraft (nach PAUWELS). b) Sägeschnitt durch das coxale Gelenkende eines menschlichen Femur. Die Spongiosa zeigt in Kopf und Hals die gleiche Bogenstruktur wie die Spannungstrajektorien im Modellversuch. c) Röntgenbild des Femur eines Tigers. Die Spongiosaarchitektur ist grundsätzlich die gleiche wie im menschlichen Femur

PAUWELS hat jedoch nicht nur an verschiedenen Beispielen nachgewiesen, daß die Spongiosaelemente trajektoriell ausgerichtet sind, sondern er hat zugleich gezeigt, wie dieser trajektorielle Bau auf Grund der eingangs geschilderten Reaktionsweise des Knochengewebes auf mechanische Bean-

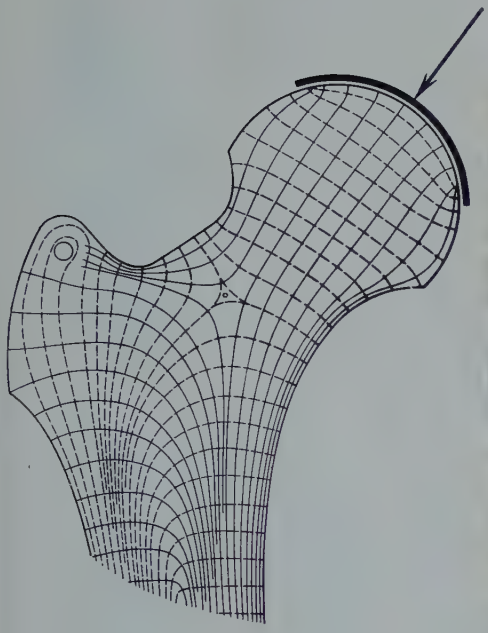
spruchung ganz zwangsläufig zustande kommen muß. Es ist besonders bemerkenswert, wie prompt und vollständig diese trajektorielle Ausrichtung der Spongiosa bei einer Änderung der Beanspruchung oder der Knochengestalt erfolgt. Ich möchte dies am Beispiel des proximalen Gelenkendes des menschlichen Femur demonstrieren.

Normalerweise verläuft die Wirkungslinie der beanspruchenden Kraft schräg zur Schenkelhalsachse. Für diese Art der Biegebeanspruchung ist ein Trajektorienbild charakteristisch, bei dem sich Druck- und Zugspannungstrajektorien unter Bildung typischer Spitzbögen schneiden. Dieses Muster ist nicht nur auf Röntgenbildern und Knochenschnitten menschlicher Femora, sondern auch in den Femora vieler anderer Mammalia, die ähnlich beansprucht werden, deutlich zu erkennen (s. Abb. 5). Bei einer abnormen Steilstellung des Femurhalses, einer Coxa valga, kann die Wirkungslinie der beanspruchenden Kraft annähernd mit der Halsachse zusammenfallen. Das zu dieser axialen Druckbeanspruchung gehörende Trajektorienmuster zeigt im wesentlichen achsenparallel verlaufende Druckspannungstrajektorien im Schenkelhals und eine entsprechende Spongiosastruktur wird auch in Röntgenbildern und Präparaten von Coxa valga gefunden (Abb. 6 a, b).

Daß diese Struktur als Anpassung an die Beanspruchung angesehen werden muß, zeigt die Beobachtung, daß sich sehr schnell die „normale" Bogenstruktur der Spongiosa einstellt, sobald operativ der Schenkelhalswinkel verkleinert und damit eine Biegebeanspruchung des Schenkelhalses hergestellt wird. Es ist in diesem Zusammenhang von ganz besonderem Interesse, daß eine „physiologische Coxa valga" beim Orang Utan offenbar regelmäßig vorkommt. Völlig der theoretischen Erwartung entsprechend besitzt daher der Orang im Schenkelhals die gleiche Spongiosaarchitektur, die bei der menschlichen Coxa valga beobachtet wird (Abb. 6 c). Gorilla und Schimpanse zeigen dagegen die für Biegebeanspruchung typischen Bögen. Ähnliche bis ins einzelne gehende funktionelle Anpassungen können auch für die übrigen Anteile des Bewegungsapparates, für die Muskulatur, für den Knorpel, für den Bindegewebsapparat und für die Gelenke aufgezeigt werden. Dieses Angepaßtsein und vor allem der Anpassungsvorgang spielen nicht nur im Zusammenhang der Auseinandersetzung des erwachsenen Individuums mit seiner Umwelt eine hervorragende Rolle, sondern sie sind bis recht weit in die Ontogenese zurückzuverfolgen.

Pauwels (1960) hat ganz bestimmte mechanische Bedingungen als spezifische Reize für die Differenzierung der verschiedenen Arten der Stützgewebe erkannt. Z. B. entsteht unter dem Einfluß von hydrostatischem Druck Knorpel, bei Dehnung dagegen Bindegewebe (Abb. 7). Soweit es sich bisher übersehen läßt, gelten diese Bedingungen mit großer Wahrscheinlichkeit bereits in der frühen Ontogenese.

Um die Bedeutung der funktionellen Anpassung in der ontogenetischen Entwicklung noch zu unterstreichen, sei ein Beispiel aus dem Kreislauf-



a

b

c

Abb. 6. Trajektorielle Struktur bei axialer Druckbeanspruchung des coxalen Gelenkendes des Säugerfemur. a) Spannungsoptisch ermittelter Trajektorienverlauf im Plexiglasmodell des menschlichen Femur bei axialer Druckbeanspruchung des Schenkelhalses. Der eingezeichnete Pfeil gibt Lage und Richtung der beanspruchenden resultierenden Kraft an (nach PAUWELS). b) Sägeschnitt durch ein menschliches Femur mit steil stehendem Schenkelhals (Coxa valga). Die Spongiosa zeigt nicht mehr die für Biegebeanspruchung typischen Bögen (vgl. Abb. 5b). c) Sägeschnitt durch das Femur eines jugendlichen Orang Utan. Der Orang besitzt eine „physiologische Coxa valga", die Spongiosaarchitektur entspricht erwartungsgemäß dem Bild der menschlichen Coxa valga. Der Schenkelhals besteht infolge der fehlenden Biegebeanspruchung aus nahezu kompakter Knochensubstanz

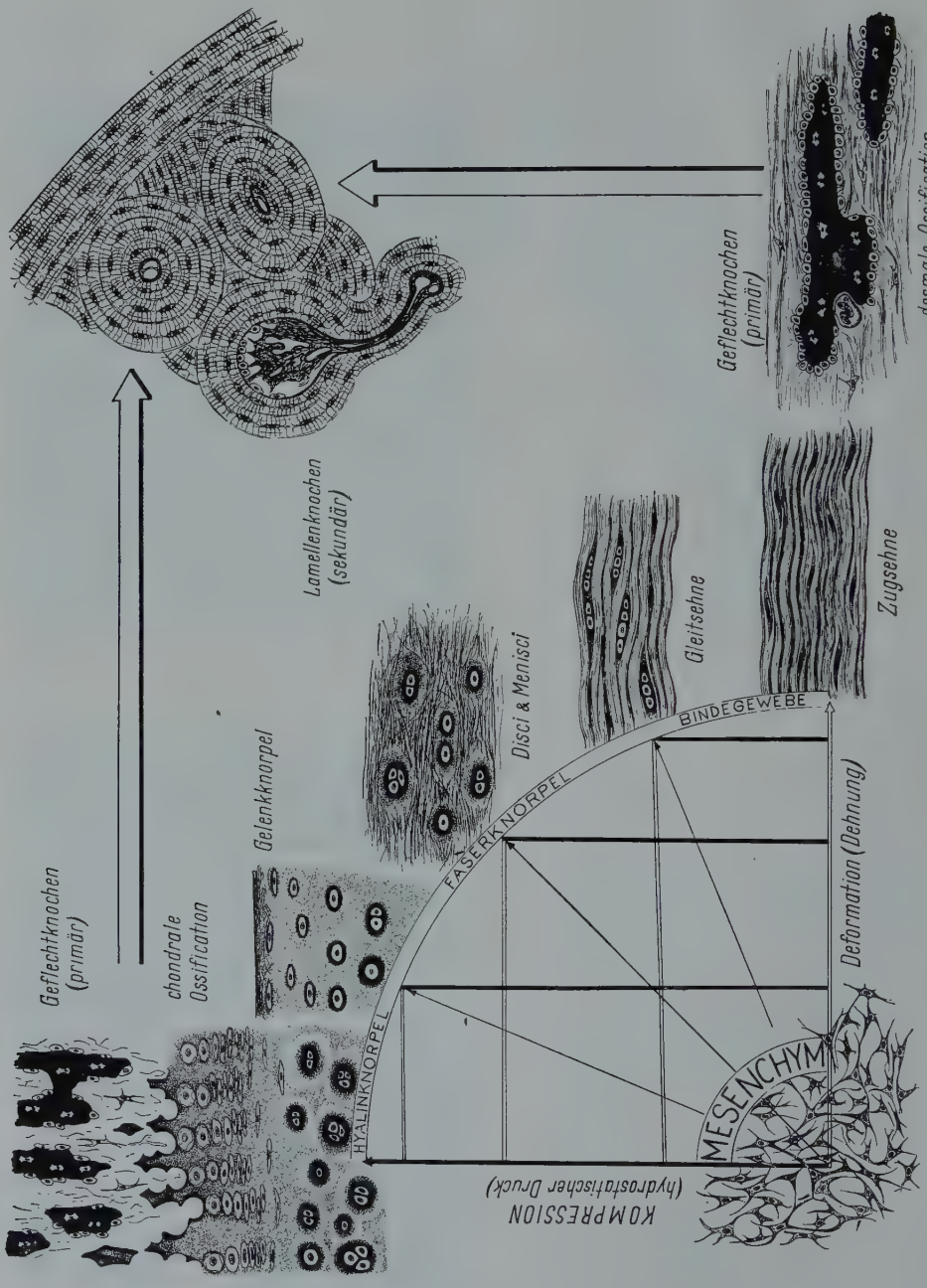


Abb. 7. Schematische Übersicht über den Einfluß der mechanischen Beanspruchung auf die Differenzierung der Stützgewebe nach der Theorie von Pauwels. (Nach Kummer 1961.) (Nähere Erläuterung im Text; s. S. 58.)

system angeführt. Benninghoff und Spanner (1929) beschrieben einen Acardius, dessen Kreislauf hinter denjenigen des normalen Zwillings geschaltet war, und in dessen Aorta das Blut von caudal nach cranial strömte. Sie fanden, daß fast alle Äste der Aorta unter einem cranialwärts offenen spitzen Winkel entsprangen. Außerdem besaß diese Aorta den Wandbau einer typischen peripheren Arterie. Auch hier waren also Gestalt und Struktur eines Organs ganz offenbar von mechanischen Faktoren bestimmt.

Überblickt man diese vielfältigen Möglichkeiten der funktionellen Anpassung und stellt man in Rechnung, daß sie praktisch überall, wo es nur denkbar ist, realisiert sind, so mag es auf den ersten Blick scheinen, daß die gesamte Entwicklung, zumindest der Organe mit mechanischer Funktion, durch die Rückwirkung dieser mechanischen Kräfte gesteuert sei.

Wenn diese Deutung zuträfe, dann wären lediglich die Reaktionsmöglichkeiten der Gewebe genetisch bestimmt. Damit wäre wiederum der Spielraum, in dem sich die funktionelle Anpassung bewegen kann, in gewissen Grenzen festgelegt. Daß das letztere ganz sicher zutrifft, zeigt z. B. die Beobachtung, daß Haifische im Endoskelett kein Knochengewebe bilden können, auch wenn alle mechanischen Voraussetzungen dafür gegeben sind.

Ganz so einfach liegen die Verhältnisse aber offenbar doch nicht. Das zeigt sich sehr deutlich, sobald der funktionelle Reiz, der augenscheinlich die normale Differenzierung eines Organs steuert, fortfällt. Fell und Robison (1930), sowie Fell und Canti (1935) züchteten vorknorpeliges Blastem der Femuranlage sowie der späteren Kniegelenksregion des Hühnchens im Explantat auf Allantois. In Abwesenheit der normalen Umgebung und der von ihr ausgehenden mechanischen Beanspruchung bildeten sich ein knorpeliges Skelettstück von der typischen Form eines Vogelfemur bzw. ein regelrechtes Kniegelenk, d. h. Bauteile, deren Gestalt an eine bestimmte mechanische Funktion angepaßt ist und unter normalen Bedingungen auch von dieser Funktion geprägt wird. Es ist kaum ein Zweifel daran möglich, daß die Formbildung in diesem Experiment afunktionell erfolgte und genetisch bestimmt war.

Dennoch möchte ich nicht allein wegen dieses Ergebnisses die Gestalt des normalen Hühnerfemur als afunktionell bezeichnen, denn die normale Ausbildung erfolgt zumindest während der Einwirkung einer mechanischen Beanspruchung, die allein auf dem Wege der funktionellen Anpassung gerade diese Gestalt hervorbringen würde. Die in Frage kommenden mechanischen Kräfte werden in der frühen Ontogenese zunächst lediglich durch den Widerstand des umgebenden Gewebes gegen das Wachstum des Skelettblastems hervorgerufen („Stemmkörper", Wurmbach 1954).

Auch für die Ausbildung der funktionellen Knochenstruktur konnte ein genetischer Einfluß wahrscheinlich gemacht werden. Vigliani (1952, 1955) fand, daß die Spongiosaarchitektur im coxalen Gelenkende des Hundefemur auch bei völliger Immobilisierung und Denervation die normalen Bogenzüge erkennen ließ, die für eine Biegebeanspruchung charakteristisch sind. Die Immobilisierung wurde bei neugeborenen Hunden durch Einnähen eines

Hinterbeines in eine Falte der Bauchhaut erreicht. Es ist zwar keineswegs einwandfrei erwiesen, daß durch diese Versuchsbedingungen eine vollständige Funktionslosigkeit des Beinskeletts erreicht wurde, doch soll dies zunächst einmal als zutreffend unterstellt werden. Dann wäre aus diesem Versuch der gleiche Schluß zu ziehen, wie aus den Experimenten von Fell und Robison (1930) und Fell und Canti (1935), nämlich, daß Strukturen genetisch bestimmt sein können, die unter normalen Bedingungen zumindest während der Einwirkung der Funktion, an die sie letzten Endes angepaßt sind, entstehen.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kam H. Braus (1906) bei Experimenten an der Vorderextremität von *Bombinator*. Bei der Unke wird die Extremitätenknospe in den Peribranchialraum eingeschlossen. Die herangewachsene Vorderextremität durchbricht das Operculum, das sich zunächst über dem Ellenbogen verdünnt und schließlich perforiert wird. Diese Perforation kann sehr plausibel als Ergebnis einer Druckatrophie erklärt werden, denn bei der Implantation einer Extremitätenknospe unter die Haut an atypischer Stelle zeigte sich eine völlig entsprechende Perforation und termingerechter Durchbruch der Extremität. Bei Entfernung der Extremitätenknospe und fehlender Vorderextremität zeigte sich in der Regel ebenfalls die Perforation im Operculum, allerdings kleiner als normal. In einigen Fällen blieb sie aus; dann war aber die Haut an der typischen Stelle deutlich verdünnt.

Waddington (1953) erwähnt einige Beispiele, die insofern noch bemerkenswerter sind, als hier auch bei ungestörtem Entwicklungsablauf der funktionelle Reiz zumindest nicht mehr zu erkennen ist.

Die drei ersten Fälle betreffen Epidermisverdickungen, und zwar:

1. Die verdickte Haut der menschlichen Fußsohle; sie wird bereits beim Embryo gefunden (Semon 1913), „bevor also der Fuß ein Gewicht zu tragen hat. Es scheint sich also nicht um eine unmittelbare Wirkung äußeren Drucks zu handeln, sondern um eine erbliche Einrichtung unabhängig von den äußeren Einflüssen, an die sie angepaßt ist“ (Waddington 1953 b, p. 136).

2. Das gleiche gilt für die Hautschwielen auf den Handgelenken von *Phacochoerus*, der sich beim Fressen auf diese Stellen stützt (W. Leche 1902).

3. Auch die Schwielen der Bauchhaut bei *Struthio camelus*, die beim erwachsenen Tier als Druckstellen durch das Liegen auf dem Boden erklärt werden können, sind bereits beim Embryo ausgebildet (J. E. Duerden 1920).

Als 4. hierher gehörenden Fall erwähnt Waddington (1953) den 2. Molar des Dugong, der in frühen Embryonalstadien „drei kegelförmige Erhebungen“ besitzt, die in der späteren Fetalentwicklung resorbiert werden, so daß eine fast ebene Fläche entsteht, wie sie auch durch Abrasion zustande kommen könnte (Kükenthal in Semon 1897—1912).

Alle bisher aufgezählten Beispiele haben eines gemeinsam: man kann es den betreffenden Merkmalen beim fertig ausgebildeten Individuum nicht ansehen, ob sie im Genom verankert sind, oder im Laufe der Individualentwicklung durch funktionelle Anpassung geprägt wurden. In diesem Zusammenhang ist es von besonderem Interesse, zu beobachten, was geschieht, wenn genetische Tendenz und funktionelle Bedürfnisse eine verschiedene Gestalt bedingen würden.

Nach der klassischen selektionistischen Vorstellung müßte die Formbildung dann unter dem Einfluß des Genoms erfolgen; die Gestalt — etwa eines Skelettelements — würde sich als an die Funktion weniger angepaßt erweisen und infolgedessen einer negativen Selektion unterliegen. Zumindest das postcraniale Skelett der Mammalia verhält sich oft ganz anders, wie zahlreiche Fälle, vor allem aus der menschlichen Pathologie beweisen. Die individuelle Anpassung dominiert ganz offenbar, so daß in solchen Konfliktfällen von vornherein nicht die genetisch determinierte, sondern die durch die Beanspruchung geprägte Form ausgebildet wird. Ein typisches Beispiel hierfür ist die Ausbildung des Spongiosamusters bei der Coxa valga des Menschen, das von Beginn der Entwicklung an dem charakteristischen Trajektorienbild bei axialer Druckbeanspruchung entspricht. Entsprechendes gilt für die Querschnitts- und Achsenform der Röhrenknochen.

Damit stellt sich uns die Frage, welche Bedeutung eine genetische Kontrolle solcher extrem funktionsbezogener Merkmale überhaupt haben kann. Es fällt schwer, hier einen Selektionswert zu erkennen, zumal die Manifestation des Genotyps bei diesen Merkmalen durch die funktionelle Anpassung von vornherein unterdrückt wird, so daß die phänotypische Gestalt auf jeden Fall angepaßt ist. In die gleiche Richtung weist auch das bereits zitierte Experiment von Braus (1906). Da die an atypischer Stelle unter eine Hautfalte implantierte Extremität ohne irgendwelche Schwierigkeiten und zur gleichen Zeit durchbrach wie die normalen Vorderextremitäten des betreffenden Individuums, ist nicht einzusehen, welchen Selektionsvorteil eine erbliche Perforation des Operculums bieten könnte. Hieran schließt sich die Frage an, wie es zur genetischen Repräsentation solcher Merkmale kommen kann, die auch vom einzelnen Individuum durch funktionelle Anpassung erworben werden können.

Als eine Erklärungsmöglichkeit wird von verschiedenen Autoren der „Baldwin-Effekt" diskutiert, der nach der prägnanten Defination von C. Stern (1959) darin besteht, daß neben der funktionellen Ausprägung eines Merkmals Mutationen entstehen, die seine autonome Ausbildung zur Folge haben und die im Schutze („under cover") des funktionell angepaßten Merkmals ausgelesen werden. Stern fügt jedoch mit vollem Recht sogleich hinzu, daß diese Deutung keineswegs erklärt, warum die Selektion ein genetisch verankertes Merkmal bevorzugen soll, wenn seine Ausbildung durch die funktionelle Anpassung auf jeden Fall zustande kommt.

Waddington (1957) sieht die Lösung in dem Phänomen der „Kanalisierung", d. h. einer „selection for genotypes that deepen a channel of

response to special stimuli until the channel is there ‚by itself' " (C. STERN 1959, p. 189). So eindrucksvoll das von WADDINGTON gewählte Beispiel einer Landschaft mit Gräben, die durch häufige Benutzung „vertieft" werden, auch ist, so zeigt es andererseits doch auch deutlich die Gefahr, daß durch solche Analogiebilder Pseudoerklärungen gegeben werden. Versucht man nämlich, herauszufinden, wodurch WADDINGTONs „Kanäle" im Entwicklungsgeschehen repräsentiert sind und auf welche Weise sie „vertieft" werden, so stößt man auf erhebliche Schwierigkeiten.

WADDINGTON prägte ferner den Begriff der „genetischen Assimilation" eines Merkmals, von dem er selbst sagt, daß es sich um eine Hypothese handele, „die eine ziemlich einleuchtende Erklärung für diese große Gruppe von Anpassungen liefert, ohne der direkten Erblichkeit erworbener Eigenschaften zu bedürfen, und zwar in einer überzeugenderen Weise als durch die Annahme von Zufallsmutationen" (WADDINGTON 1953 b, p. 139).

Als Beispiel erwähnt er den Verlust der hinteren Querader im Flügel von *Drosophila melanogaster* durch einen Temperaturschock. Durch Auslese der gut reagierenden Individuen erhielt er einen Stamm, bei dem die Querader auch ohne Einwirkung des Temperaturreizes unterbrochen war. WADDINGTON sagt wörtlich: „. . . der erworbene Zug ist vom Genotyp ‚assimiliert worden" (l. c., p. 138). Allerdings muß er an der gleichen Stelle eingestehen: „. . . doch wissen wir nicht genug über die Entwicklungsphysiologie des *Drosophila*-Flügels, als daß wir herausbringen könnten, wie die Reaktion stattfindet" (l. c., p. 138). Bei dieser Sachlage fällt es trotz der gegenteiligen Behauptung WADDINGTONs schwer, in der „genetischen Assimilation" etwas anderes zu sehen als ein Synonym für „erbliche Fixierung erworbener Eigenschaften". Beides sind Namen, aber keine Erklärungen.

C. STERN (1959) ist sich dieser Schwierigkeiten offenbar bewußt, und versucht, das genetische Geschehen an einem sehr einfachen formalen Beispiel zu erklären. Er geht von der Voraussetzung aus, daß das Genpaar *AA* nicht zur spontanen Ausbildung eines bestimmten Merkmals, etwa einer Epidermisverdickung, führt, während die Kombination *AA'* eine „leichte Tendenz in dieser Richtung" bedingt und *A'A'* eine unbedingte Ausprägung zur Folge hat. In einer Population, in der *A* weitaus überwiegt und *A'* relativ selten ist, besitzt ein großer Prozentsatz von Individuen *AA*, einige wenige *AA'* und praktisch keine *A'A'*. Er unterstellt nun, daß Individuen mit der Kombination *AA'* bei Druckbeanspruchung besser mit der Bildung von Hautschwielen reagieren als Individuen mit der Kombination *AA*. Sie besitzen dann zweifellos einen Selektionsvorteil, ihre relative Zahl in der Population nimmt zu und damit vergrößert sich die Wahrscheinlichkeit, daß es zu der Kombination *A'A'* kommt. Damit wird dann — nach STERN — das betreffende Merkmal auch ohne Einwirkung des spezifischen Reizes ausgebildet.

Diese auf den ersten Blick so bestechende Vorstellung ist reichlich hypothetisch. Ihre entscheidende Schwäche liegt m. E. darin, daß sie offenbar nicht scharf zwischen einer Reaktionsweise und deren Ergebnis unterscheidet.

Verfolgen wir diesen Gedankengang einmal am Beispiel der Trajektorienstruktur der Knochenspongiosa. Die wahrscheinlichste Vorstellung ist, daß die Reaktionsweise des Knochengewebes, nämlich, daß das Verhältnis von Neubildung zu Resorption von der Spannungsgröße abhängt, genetisch festgelegt ist. Wir haben bereits gesehen, daß bei Voraussetzung dieser Eigenschaft sich alle Anpassungserscheinungen am Knochen von selbst ergeben, so auch die trajektorielle Ausrichtung der Spongiosabälkchen. Es werden daher diejenigen Individuen von der Selektion bevorzugt werden, bei denen dieser Mechanismus am besten funktioniert, d. h. bei denen die Empfindlichkeit des Knochengewebes gegenüber Änderungen der lokalen Spannungsgröße so eingestellt ist, daß zwar nicht jede zufällige kleine Schwankung bereits einen Umbau auslöst, daß aber andererseits bei über einige Zeit veränderter Spannungsgröße eine prompte Anpassung erfolgt. Es ist leicht vorstellbar, daß unter der Wirkung der Selektion sich eine optimale Reaktionsweise in dieser Beziehung herauskristallisiert.

Die genetisch verankerte Eigenschaft wäre demnach „optimale Reaktion auf Spannungsänderung", nicht aber ein bestimmtes Spongiosamuster. Allein in der weiten Verbreitung und in den erstaunlichen Leistungen der funktionellen Anpassung des Skeletts der Mammalia möchte ich eine Bestätigung der Auslese auf „optimale Reaktionsweise" sehen. Andererseits scheinen die eingangs erwähnten Experimente von Fell und Mitarbeitern und von Vigliani darauf hinzuweisen, daß außerdem — obwohl scheinbar überflüssig — sowohl die Knochengestalt als auch die Struktur für den „Normalfall" erblich festgelegt sind. Auf welchem Wege dies zustande kommt, entzieht sich, so glaube ich, zur Zeit noch völlig einer anschaulichen Vorstellungsmöglichkeit.

Eine empfindliche Reaktionsweise bedeutet, daß die phänotypische Gestalt im höchsten Maße von der tatsächlichen Beanspruchung abhängt, indem sie sich an diese anpaßt, während eine im Phänotyp unter allen Umständen sich ausdrückende erblich fixierte „Durchschnittsgestalt" im Gegensatz dazu Ausdruck einer gewissen Starrheit wäre. Diesen Widerspruch scheint Stern nicht bemerkt zu haben, sonst könnte er nicht das eine aus dem anderen hervorgehen lassen.

Kehren wir nun zu dem eingangs erwähnten Schema von Bock (1959) zurück, so ergibt sich ein neuer Gesichtspunkt, den wir zuvor nicht beachtet hatten (Abb. 1). Die morphologische Änderung von Stadium *A* nach *B* muß offenbar so gelesen werden, daß es sich um einen Anpassungsvorgang unter dem Einfluß einer „selection force" handelt, so daß der Zustand *A* am wenigsten, der Zustand *B* am besten angepaßt ist. Wenn wir von der Voraussetzung ausgehen, daß es sich um Skelettstrukturen handelt, so scheint diese Deutung zunächst in Widerspruch zu den Folgerungen zu stehen, die wir aus der individuellen funktionellen Anpassung des Knochens ableiteten. Danach sollten nämlich Gestalt, Struktur und Materialverteilung eines Skelettelements bei jedem Individuum bereits in bestmöglicher Weise angepaßt sein. Es wäre daher unverständlich, wie bei den Nachkommen ein noch besserer Anpassungszustand erreicht werden könnte. Dieser Widerspruch löst sich recht schnell auf,

wenn wir die Frage beantworten, w o r a u f sich der Terminus „Anpassung" jeweils bezieht.

Im Falle der f u n k t i o n e l l e n A n p a s s u n g der Organe des Bewegungsapparates handelt es sich im wesentlichen um eine Anpassung der Gestalt an die Art der m e c h a n i s c h e n B e a n s p r u c h u n g. Damit muß die A n p a s s u n g a n e i n e F u n k t i o n (und eine solche ist von Bock offenbar gemeint) keineswegs identisch sein, selbst dann nicht, wenn es sich um mechanische Funktionen handelt. Während die mechanische Beanspruchung — sofern die Voraussetzungen hinreichend bekannt sind — sehr genau analysiert werden kann, ist dies selbst bei der mechanischen Funktion durchaus nicht immer möglich. Vor allem gelingt es in vielen Fällen nicht, einer Funktion nur eine einzige optimale Konstruktion zuzuordnen. Das hängt damit zusammen, daß eine neu auftretende Funktion immer von einem bereits irgendwie gestalteten Organ übernommen wird. Von dieser Ausgangsgestalt hängt das Ergebnis der Anpassung an die Funktion in einem hohen Grade ab („multiple pathways of evolution" Bock 1959). Man denke in diesem Zusammenhang etwa an die Ausbildung von Flugorganen in den verscheidenen Tierklassen. Es ist ferner von Bedeutung, ob die verschiedenen Funktionen mehr allgemein oder spezieller definiert werden. So läßt z. B. die Einteilung in Schwimmen, terrestrische Fortbewegung und Fliegen in jeder dieser drei großen Gruppen von Lokomotionsweisen eine Vielzahl von Anpassungsmöglichkeiten zu. Die Zahl der Lösungsmöglichkeiten wird sogleich drastisch eingeschränkt, sobald bei der terrestrischen Fortbewegung etwa Klettern, Springen, Rennen oder ähnliche spezialisierte Lokomotionsweisen unterschieden werden.

Es ist zudem evident, daß sich die hochspezialisierten Fortbewegungsarten z. B. das Rennen, aus allgemeineren, primitiveren (in diesem Fall letzten Endes aus dem Kriechen) entwickelt haben, wobei eine ganze Reihe von Zwischenstufen durchlaufen wurden. Auf jedem dieser Intermediärstadien ist wohl zweifellos der Bewegungsapparat an die aktuellen Anforderungen optimal angepaßt (allein die funktionelle Anpassung garantiert dies), zur Übernahme der nächstspezielleren Funktion zudem zumindest in der Lage. So vermögen sich viele quadrupede Mammalia für eine kürzere oder längere Zeit auf die Hinterextremitäten aufzurichten, ohne jedoch bereits eindeutige Anpassungen an die Bipedie zu besitzen.

Alle diese Beispiele, deren Zahl noch erheblich vermehrt werden könnte, zeigen, daß der Funktionswandel eine durchaus ubiquitäre Erscheinung ist, die zwangsläufig Anpassungsvorgänge („Postadaptationen") auslöst. Wir haben gesehen, daß zumindest bei Organen mit mechanischer Beanspruchung dabei in der ersten Phase die funktionelle Anpassung eine sehr wesentliche Rolle spielt. Die Ergebnisse dieser funktionellen Anpassung — oder ihnen völlig entsprechende morphologische Bildungen — können offenbar im Genom verankert werden.

Wir haben ferner gesehen, daß andererseits der Funktionswandel sichtbarer Ausdruck der Tatsache ist, daß die Anpassung ein Organ oder einen

Organismus zwar zur besonders guten Wahrnehmung einer speziellen Funktion befähigt, damit aber die gelegentliche Ausübung anderer Funktionen durch dasselbe Organ keineswegs ausschließt. Damit kann praktisch jede Struktur als „potentiell präadaptiert" angesehen werden, an der sich eine funktionelle Anpassung vollziehen kann. Der Begriff der Präadaptation wäre dann nicht nur für solche Bildungen reserviert, die für eine neue zu übernehmende Funktion bereits von vornherein einen erkennbaren Selektionswert besitzen.

Schrifttum

Benninghoff, A., und R. Spanner: Das Gefäßsystem eines Acardiers. Morph. Jb. **61** (1929) 380.

Bock, W.: Preadaptation and multiple evolutionary pathways. Evolution **13** (1959) 194.

— Secondary articulation of the avian mandible. Auk **77** (1960) 19.

Braus, H.: Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Morph. Jb. **35** (1906).

Duerden, J. E.: Amer. Nat. **54** (1920) 289. Zit. nach Waddington (1953 b).

Fell, H. B., and R. G. Canti: Experiments on the development in vitro of the avian knee-joint. Proc. Roy. Soc., London, Ser. B. **116** (1935) 316.

Fell, H. B., and R. Robison: The growth, development, and phosphatase activity of embryonic avian femora and limb-buds cultivated in vitro. Biochem. J. **23** (1930) 767.

Kükenthal: In: Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien (1897—1912). G. Fischer, Jena. Zit. nach Waddington (1953 b).

Kummer, B.: Biomechanik des Säugetierskeletts. Kükenthals Hdb. d. Zool. 8 (1959), De Gruyter, Berlin.

— Funktioneller Bau und funktionelle Anpassung des Knochens. Anat. Anz. **111** (1962) 261.

Leche, W.: Biol. Zentralbl. **22** (1902). Zit. nach Waddington (1953 b).

Nauck, E. Th.: Über umwegige Entwicklung. Untersuchungen über eine ontogenetische Entwicklungsweise und ihre Beziehungen zur Phylogenese. Morph. Jb. **66** (1931) 65.

Pauwels, F.: Die Bedeutung der Bauprinzipien der unteren Extremität für die Beanspruchung des Beinskelettes. Vortrag a. d. 47. Vers. d. Anat. Ges., Bonn 1949.

— Eine neue Theorie über den Einfluß mechanischer Reize auf die Differenzierung der Stützgewebe. 10. Beitrag zur funktionellen Anatomie und kausalen Morphologie des Stützapparates. Z. Anat. **121** (1960) 478.

Roux, W.: Gesammelte Werke. Engelmann, Leipzig 1895.

Semon, R.: Arch. mikrosk. Anat. **82** (1913) 164. Zit. nach Waddington (1953 b).

Simpson, G. G.: The major features of evolution. New York 1953.

Starck, D.: Über ein Anlagerungsgelenk zwischen Unterkiefer und Schädelbasis bei den Mausvögeln (Coliidae). Zool. Anz. **164** (1960) 1.

Stern, C.: Variation an hereditary transmission. Proc. Amer. Philos. Soc. **103** (1959) 183.

Vigliani, F.: Accrescimento in lunghezza di ossa tubulari in arti sottratti sperimentalmente al carica meccanico. Arch. „Putti" **2** (1952) 208.

— Accrescimento e rinnovamento strutturale della compatta in ossa sottratte alle sollecitazioni meccaniche. Nota I. Ricerche sperimentali nel cane. Z. Zellforsch. **42** (1955) 59.

Waddington, C. H.: The „Baldwin effect", genetic assimilation and homeostasis. Evolution **7** (1953 a) 386.

— Die Entstehung der Anpassung. Endeavour **12** (1953 b) 134.

— The strategy of genes. Macmillan, New York 1957.

Wurmbach, H.: Die Beeinflussung der Stemmkörperwirkung des wachsenden Extremitätenknorpels durch Wirkstoffe (Vitamin E, Desoxycorticosteron und Thyroxin). Verh. Anat. Ges. (1954) 285.

Wolf Herre[1]:

Zur Problematik des Verhältnisses innerartlicher Ausformungen zu zwischenartlichen Umbildungen

Ausgangspunkt unserer Erörterungen über Vorgang und Ursachen stammesgeschichtlichen Geschehens ist die Mannigfaltigkeit von Strukturen im Tierreich. Die Vielgestaltigkeit erfährt eine Ordnung zunächst nach Ähnlichkeiten, schließlich auf Grund besonderer Kriterien nach der Verwandtschaft, nach der Herkunft. Die Klärung der Kriterien, die eine Ordnung nach der Abstammung zulassen, macht einen wichtigen Teil unserer Arbeit aus. Erst wenn einwandfreie Ordnungen erzielt sind, können sich Fragen nach den Vorgängen, die zu den Wandlungen führten, nach dem Ablauf der Stammesgeschichte anschließen, wobei dann auch Vorstellungen über die auslösenden Kräfte begründbar werden. Im Bemühen, die Gültigkeit solcher Aussagen zu erweisen, wird auf Erscheinungen hingewiesen, denen der Wert von Modellen zukommen soll. Doch sehr häufig bleibt die Frage offen, ob den als Modellen gewählten Sachverhalten wirklich Beweiskraft innewohnt.

Evolution ist im allgemeinen ein komplexer Vorgang; bei den Modellbeispielen handelt es sich meist um den Wandel von Einzelmerkmalen. Es wird die Meinung vielfach vertreten, daß die Evolution ebenfalls nach einem Mosaiktyp, also auf der Grundlage von Einzelwandlungen, erfolge. Das würde jedoch zumindest einer Einschränkung bedürfen: Nicht jeder Wandel eines Steinchens im Mosaikbild ist einem evolutiven Schritt gleichzusetzen. Es hat vielmehr den Anschein, daß Evolution mit einem „Musterwandel", also der Veränderung eines größeren Mosaikgebietes, einem Merkmalskomplex, veranschaulicht werden sollte. In diesem Sinne liegt auch der Hinweis von Klatt (1927), daß zwischen Art- und Rassebildung unterschieden werden müsse. Trotzdem sei unbestritten, daß viele der Modellbeispiele außerordentlich eindrucksvoll sind, weil es sich nicht selten um ungewöhnliche, oft auch unerwartete Leistungen handelt. In diesem Sinne kann auf die soeben von Kosswig genannten Fälle, insbesondere aus dem Bereich der Dipteren, hingewiesen werden. Trotzdem bleibt: diese Dipteren verändern sich nicht artlich, sie behalten bei freier Gattenwahl die sexuelle Affinität zu den übrigen Populationen der Art, der kontinuierliche Fortpflanzungszusammenhang wird nicht unterbrochen. So muß wohl eine Besinnung erfolgen und die Frage aufgeworfen werden, ob es sich bei diesen biologischen Sonderleistungen wirklich um Sachverhalte handelt, die zur Kennzeichnung jener Umbildungen dienen können, welche als stammesgeschichtliche Wandlungen zu bezeichnen sind.

Zur weiteren Begründung dieser Fragestellung ist eine begriffliche Klärung nützlich. Eine der wesentlichsten Begründungen der Evolutionslehre ergibt sich aus der Möglichkeit, die Vielgestaltigkeit von Fortpflanzungsgemeinschaften im Tierreich nach Ähnlichkeitsgraden zu ordnen und mit

[1] Prof. Dr. Wolf Herre, Kiel, Neue Universität.

Hilfe weiterer Kriterien, zumindest für einen großen Teil der Ähnlichkeiten, die verschiedenen Ähnlichkeitsstufen als Ausdruck unterschiedlicher Verwandtschaftsgrade zu deuten. Die Genetik benutzt Strukturunterschiede zur Kennzeichnung von Genen. Im Zusammenhang mit diesen Sachverhalten gelten Strukturunterschiede, insbesondere der Gestalt, vielfach als Ausdruck des evolutiven Geschehens. Es wird aber nicht immer geprüft, inwieweit z. B. Gestaltunterschiede wirklich Ausdruck evolutiver Vorgänge sind, denn stammesgeschichtliche Fortentwicklung und Differenzierung ist ja nicht allein an Strukturunterschiede gebunden, sondern vor allem mit der Trennung ehemals einheitlicher Fortpflanzungsgemeinschaften in verschiedene neue Einheiten verknüpft (Herre 1960). Eine innerartliche Ausformung ist also einer Umbildung zwischenartlicher Natur nicht ohne weiteres gleichzusetzen. Dies wird bei Modellbeispielen für evolutive Vorgänge gar nicht selten übersehen.

Zu der Meinung, daß beliebige Strukturunterschiede als Modell stammesgeschichtlichen Geschehens herangezogen werden können, mag auch jene Auffassung der zoologischen Systematik beigetragen haben, welche in einer Bestimmung einzelner Individuen, also deren Zuordnung zu einer Art von Tieren, eine der entscheidendsten Aufgaben sah, und der die Ausarbeitung möglichst einfacher dichotomer Bestimmungsschlüssel eines der wesentlichsten Anliegen war. In solcher Blickrichtung haben Unterschiede überhaupt gleichermaßen Bedeutung, um die Zugehörigkeit zu verschiedenen Einheiten, die in evolutiver Sicht Bedeutung haben, durchzuführen. Seit in der Zoologie eine neue Auffassung über systematische Arbeit, die „moderne Systematik", zum Durchbruch kam, hat sich das Hauptziel der zoologischen Systematik verlagert. Die Erforschung der Tierarten gilt als Aufgabe; Bestimmung ist nur ein Teil davon (Herre, 1961). Für die Evolutionsforschung wurden im Verein mit dieser Entwicklung einige Tatsachen zur Strukturbewertung immer eindringlicher. Bestimmungsschlüssel, welche eine Artunterscheidung zulassen, müssen für Populationen gleicher Arten aber verschiedener Gebiete oft gesondert ausgearbeitet werden, weil nicht allerorts die gleichen Merkmale zur einfachen Artkennzeichnung geeignet sind; nicht alle Strukturen haben also zur Artkennzeichnung einen absoluten Wert. Dies ist Ausdruck einer innerartlichen Variabilität. Trotz oft bemerkenswerter Strukturunterschiede (Abb. 2) wird in den variablen Eigenarten der Artrahmen nur erweitert; die sexuelle Affinität bleibt bei freier Gattenwahl erhalten. Es kommt also nicht zu einer Trennung, zum evolutiv bedeutsamen Schritt.

Die innerartlichen Strukturunterschiede gehen meist ineinander über. Im allgemeinen läßt die innerartliche Ausformung eine gewisse Gliederung nach geographischen Gebieten in Unterarten zu. Aber diese Gruppierungen müssen meist Variationsbreiten bestimmter Strukturen und deren Häufigkeitsverteilungen zugrunde legen. Die Populationsforschung und mit ihr die statistischen Methoden (Rempe 1962) gewannen Bedeutung. Unterarten sind Kollektive künstlicher Grenzziehung (Meunier, 1962). Einzelindividuen können ohne Kenntnis der Herkunft oft einer Unterart nicht sicher zugeord-

net werden, aber jedes Einzelindividuum bestimmter Herkunft sagt etwas über das Kollektiv aus, dem es zugehört. Auch diese Erwägungen zeigen, daß die Bewertung von Strukturbesonderheiten allein zur Kennzeichnung evolutiver Prozesse nicht ausreicht. Artunterschiede werden meist durch Merkmalskomplexe angegeben, bei denen aber ein Einzelelement nicht immer von Bedeutung ist, es kann vielmehr „substituiert" werden, ohne daß eine neue Art entstehen muß.

Zu diesen Erwägungen tritt noch die Tatsache, daß es getrennte Fortpflanzungsgemeinschaften, also Arten und damit evolutiv bedeutsame Grundeinheiten gibt, welche sich gestaltlich nicht unterscheiden: Geschwisterarten. die sibling species des amerikanischen Schrifttums. REMMERT (1959) hat zu deren Kenntnis in letzter Zeit beigetragen.

Nach solchen Einsichten muß der Erforschung der innerartlichen Ausformungsmöglichkeiten von Merkmalen ein besonderes Augenmerk zugewandt werden, wenn Aussagen über Strukturunterschiede gemacht werden sollen, die als zwischenartlich, also zu ersten Grundeinheiten evolutiver Wertigkeit führend, angesehen werden dürfen. Bei solchem Streben nehmen Ergebnisse experimenteller Art eine wichtige Stellung ein. Als ein biologisches Experiment besonderen Ausmaßes gilt die Domestikation (RÖHRS 1961). Nur im Hinblick auf evolutive Fragestellungen, also in allgemein-zoologischer Blickrichtung, setzte ich mich seit nun bald 3 Jahrzehnten — allerdings beeinträchtigt durch die Kriegs- und Nachkriegsjahre — für den Ausbau einer Haustierkunde als zoologischer Domestikationsforschung ein (vgl. HERRE, FRICK, RÖHRS 1961). Was sagen beim jetzigen Forschungsstand haustierkundliche Studien zu dem angeschnittenen Problem aus?

Abb. 1. Tiergarten und Aquarium des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel. Rechts schließt das Gelände der angegliederten Staatlichen Vogelschutzwarte Schleswig-Holstein an

Ursprünglich (Darwin 1868) galt die Domestikation — verschiedentlich wird sie auch heute noch in diesem Sinne aufgefaßt — als ein besonders überzeugendes Modell zur Veranschaulichung evolutiven Geschehens. Die Gestaltwandlungen, welche Haustiere gegenüber ihren Stammarten zeigen, sind in der Tat oft erstaunlich und überraschend. Dieser Sachverhalt bedarf keines Beleges mehr (Herre 1955). Später werde ich im Tiergarten unseres Institutes (Abb. 1) einige anschauliche Beispiele vorführen. Aber sind diese Haustiereigenarten als Modelle der Evolution verwertbar?

Ich möchte zunächst auf die Canidensammlung unseres Institutstiergartens hinweisen. Die Wölfe, *Canis lupus,* Cojoten, *Canis latrans* oder Schakale, *Canis aureus,* erscheinen, obgleich es Arten sind, untereinander wesentlich ähnlicher als z. B. die Vertreter unserer Pudelzuchten, also Tiere gleicher Rasse (Abb. 2, 3/4). Wir haben aus gleichem Stamm Individuen entwickelt, die Zuchtverbände nennen sie Zwergpudel, welche ausgewachsen, 2,4 kg wiegen (Hoppla), während andere, in der Züchtersprache Königspudel, über 30 kg wiegen (Elke). Es wären sicher weitere Steigerungen möglich, die nur deshalb nicht verwirklicht werden, weil durch Zuchtbestimmungen als Endgröße der Pudel 50 cm Widerristhöhe festgelegt ist. Daher bleibt die Variationsbreite der Pudel hinter jener der Hunde insgesamt (vgl. Stockhaus 1962) zurück; diese liegt im Körpergewicht zwischen 1 kg und über 60 kg; wir präparierten kürzlich eine fast fettfreie Dogge von 65,3 kg Bruttokörpergewicht. Trotz dieser, als Ausprägungsfähigkeit der gleichen Art betrachtet, unerhörten Variation, im Vergleich zu der bei Wildarten realisierten, besteht zwischen unseren Zwergpudeln und Königspudeln, wie auch zwischen den Haushunden allgemein, eine sexuelle Affinität bei freier Gattenwahl, was zu oft eigenartigen (belustigenden) Verhaltensweisen führt. Zwischen den Wildcaniden besteht solche sexuelle Affinität bei freier Gattenwahl nicht. Gewiß gelingt es bei Einzelhaltung eines artfremden Paares, z. B. Coyote und Schakalin in unserem Tiergarten, fruchtbare Bastarde zu erzielen. Aber das ist gewissermaßen eine Folge sexuellen Notstandes und kein Ausdruck freier Gattenwahl. Dafür ein eindrucksvolles Beispiel: Wir hielten ein Coyoten-♂ mit einem Schakal-♀ zusammen. Der Coyotenrüde hatte diese Schakalfähe begattet, als wir eine Coyotenjungfähe bekamen, die ich zu dem Paar setzte. Nun biß der Coyotenrüde die Schakalfähe tot und bildete mit seiner arteigenen Fähe ein Paar. Durch diese Beobachtung wurde mir die Bedeutung freier Gattenwahl sehr eindringlich gemacht. Andererseits liegen ausreichend Berichte darüber vor, daß Haustiere mit einer Wildart, nämlich ihrer Stammart, und nur mit dieser, bei freiwilliger Gattenwahl eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden, so die Hausschweine mit *Sus scrofa,* Hausziegen mit *Capra aegagrus,* Lama und Alpaka mit *Lama guanacoë,* Haushunde mit *Canis lupus,* um nur einige Beispiele zu nennen. Allerdings ist die experimentelle Festlegung solcher Beziehungen nicht immer einfach, weil Ausstoßungsreaktionen gegenüber Haustieren die Ermittlung der natürlichen Fortpflanzungsgemeinschaften erschweren können (Röhrs 1961), oder aber eine erblich fixierte Begrenzung der Fortpflanzungszeit auf

engere Perioden bei Wildtieren Schwierigkeiten bedingt. Dazu wieder ein Beispiel aus der eigenen Erfahrung: Daß sich Wolf und Haushund erfolgreich und auch freiwillig miteinander fortpflanzen, ist vielfach erwiesen (GRAY, 1954). Ich wollte diese Paarung wiederholen — der Problematik der Gehirngewichtsvererbung wegen — und zog einen Wolfsrüden mit einer Königs-

Abb. 2. Wildcaniden im Tiergarten des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel. Li.: Coyote, *Canis latrans*-♂. Mitte: Wölfe, *Canis lupus*, ♂ und ♀, Re.: Schakal, *Canis aureus*-♂. Beachte die Ähnlichkeit der Wildarten im äußeren Erscheinungsbild

pudelhündin zusammen auf. Die Königspudelhündin entwickelte aber einen Fortpflanzungszyklus, der mit dem des Wolfes nicht zusammenfiel. Der Wolfsrüde beachtete die Zeiten sexueller Willigkeit und Begehrens der Königspudelhündin nicht. Es muß daher besser ein Königspudelrüde, dessen sexuelle Aktivität jahreszeitlich nicht gebunden ist, zum Decken von Wölfinnen benutzt werden, um solche Erschwerungen zu vermeiden. Ich denke übrigens, daß diese biologischen Eigenarten bei der Beurteilung von Kreuzungsmöglichkeiten ganz allgemein beachtet werden müssen.

Insgesamt ergibt sich aus unseren Befunden, daß im Falle des Haushundes, trotz der so bemerkenswerten Gestaltunterschiede, über die auch RÖHRS (1961) anschauliches Schädelmaterial vorlegte, der potentielle innerartliche Bereich des *Canis lupus* nicht überschritten wird. Das gleiche lehren weitere Untersuchungen im gestaltlichen, physiologischen und psychologischen Bereich. Hier seien, wieder unter Hinweis auf unser Demonstrationsmaterial im Institutstiergarten und -aquarium nur wenige Beispiele genannt, nämlich die Schwanengans, *Anser cygnoides*, und ihre Hausform, die Höckergans (MÖLLER, 1962) (Abb. 5); die Araukanerhühner mit ihren blauen Eiern (OTTOW 1949; MENGHIN 1962; REUTER 1962), der Waldiltis, *Mustela putorius*, mit dem Frettchen (REMPE 1962) oder die Karausche *Carassius gibelio* mit der Fülle der Goldfische (DOBKOWITZ 1962). Überall zeigt sich, daß die Umstrukturierungen im Hausstand wohl eine unerhörte innerartliche

Abb. 3. Erwachsene Pudel aus dem Tiergarten des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel. Li.: Im gleichen Maßstab verkleinert, oben Königspudel-♀, Elke von der Rosenallee, DPZ. Bd. 30, Nr. 20 318, Züchterin Frau Ax, Eschweiler, Besitzer Prof. Dr. Herre, Kiel. Gewicht: etwa 31 kg. Unten: Hoppla von Orplid, DPZ Bd. 39, Nr. 49 426, Züchter und Besitzer Prof. Dr. Herre, Kiel. Gewicht: etwa 2,2 kg. Eng verwandte Tiere, große Unterschiedlichkeit in der Körpergestalt. Dies wird besonders deutlich in den rechten Abbildungen, in denen Elke und Hoppla in annähernd gleicher Kopfgröße wiedergegeben sind

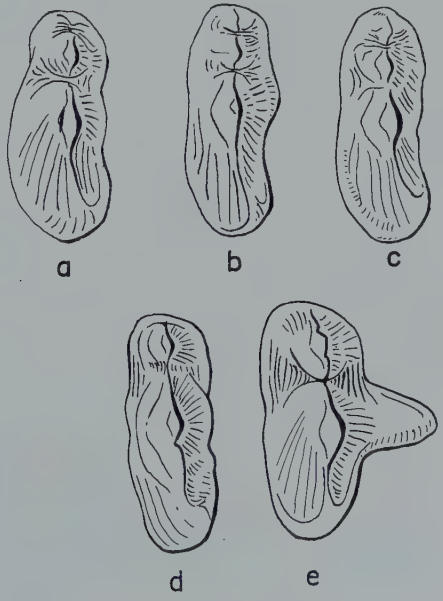


Abb. 4. Dritter Praemolar (P_3) verschiedener Caniden. A) Wolf, *Canis lupus*, B) Coyote, *Canis latrans*, C) Schakal, *Canis aureus*, D) Haushund, *Canis lupus* f. familiaris, Barsoi, E) Haushund, *Canis lupus* f. familiaris, Bullenbeißer. Beachte, daß die Unterschiede zwischen den Arten geringer erscheinen als jene innerhalb der Haushunde. Die Eigenart des Bullenbeißer-P_3 ist nicht auf diese Rasse begrenzt. Wildcaniden aus der Sammlung des Instituts für Haustierkunde, Haushunde nach Stockhaus 1962, dort weitere Angaben über Zahnvariabilität bei Haushunden, Zeichnung B. Neteler

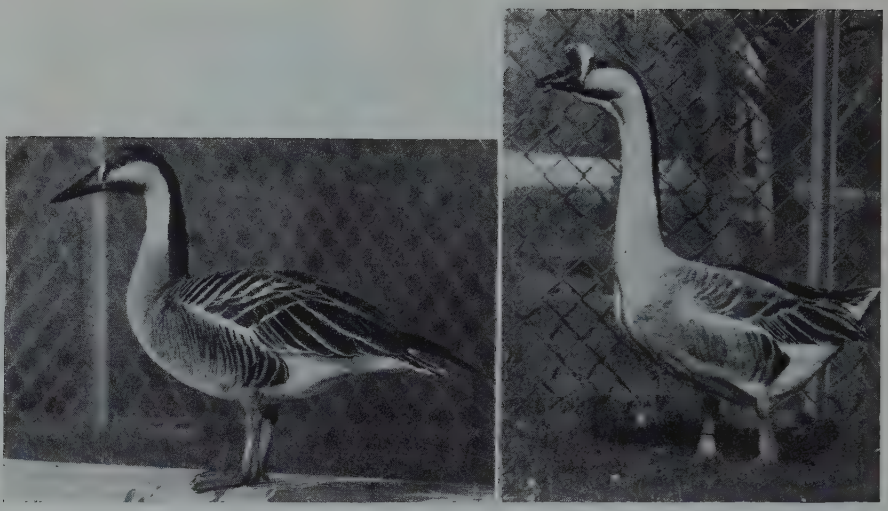


Abb. 5. Schwanengänse, *Anser cygnoides*, alte ♂♂, im Tiergarten des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel. Li.: Die Wildart. Re.: Die domestizierte Form, die sog. Höckergans. Beachte den eigenartigen Kopfhöcker bei der Hausform (vgl. Möller 1962) sowie die aufgerichtete Körperhaltung. Der Hals wird nicht zwischen die Furcula eingeschlagen getragen, daher die Einsenkung an der Brust. Wildtiere sind etwas dunkler gefärbt

Plastizität von Arten bezeugen, daß diese Ausformungen aber nicht als Modell der Evolution in dem Sinne gelten können, daß sich neue Artgrenzen im Hausstand bildeten. In den rund 11 000 Jahren, die seit der ersten Domestikation einer Tierart, nämlich des Schafes (Reed 1961), durch den Menschen verstrichen sind, hat sich noch keine einzige neue Tierart gebildet, auch dann nicht, wenn sich der Mensch seit Jahrtausenden mühte, die Eigenarten zweier Tierarten, wie Pferd und Esel, in gleichen Individuen zu vereinen (Herre 1961).

Nach dieser Einsicht stellt sich die Frage nach den Ursachen der Gestaltveränderungen im Hausstand und den Beziehungen zwischen Gestaltveränderungen und evolutiven Schritten, die sich in Artbildung ausdrücken. Hier sind noch die meisten Fragen offen. Bislang ist im allgemeinen versucht worden, die so auffälligen Gestaltbesonderheiten von Haustieren jeweils als Folgen von Mutationen zu deuten. Es wurde jedoch bei komplexen Umformungen, wie jenen am Schädel, in der Milchleistung, in der Höhe des Wollertrages usw. deutlich, daß es sich nicht um den Ausdruck von Einzelmutationen handelt, sondern daß diese Eigenarten sich im verwickelten Zusammenspiel von Prozessen bilden, die durch mannigfache Auslöser bestimmt und beeinflußt werden. Domestikationsmerkmale stellen in hohem Maße ein entwicklungsphysiologisches Problem dar. Im Zusammenhang und in Verfolg dieser Erkenntnis hat Röhrs (1961), ältere Gedankengänge von Wright (1940) und Anregungen von Kosswig aufgreifend, die Vorstellung begründet, daß die Domestikationsmerkmale im wesentlichen dadurch zustande kamen, daß der Genfluß der Populationen des Hausstandes zu ihrer Wildart

unterbrochen wurde, daß sich die im Vergleich zur Stammart zahlenmäßig begrenzten Ausgangspopulationen der Haustiere aber im Hausstand zahlenmäßig stark vermehrten, oft so stark, daß die Haustiere die Gesamtzahl der gleichzeitig lebenden Wildtiere ihrer Art weit übertreffen; die Auslesebedingungen veränderten sich. Im Zusammenhang damit sind Genfrequenzunterschiede zu erwarten und eingetreten, die in den Strukturwandlungen bei Haustieren Ausdruck finden. Grundsätzlich wird also angenommen, daß Haustiere die gleichen Gene und gleichen Mutationen wie ihre Wildart haben, sie gehören zur gleichen Gendurchmischungseinheit, aber in ihnen ist der Genbestand nicht in gleicher Weise verteilt wie im Gesamtgenbestand, im genepool, der Art. Darin dürfte einer der entscheidenden Gründe für die „neuen" Strukturen in der Domestikation liegen. Ähnliche Gedankengänge in allgemeinerer Sicht entwickelten neuerdings auch E. Mayr (1962) sowie Dobzhansky und Drescher (1962).

Der Gesamtgenbestand ließe sich also als Grundlage einer Praeadaptation der Art für die Besonderheiten der späteren, durch den Menschen erst geschaffenen und ständig weiter veränderten Umwelt des Hausstandes verstehen, Frequenzverschiebung bewirkt viele Gestaltveränderungen, führt aber trotzdem nicht zu neuen Arten. Im Zusammenhang mit der Domestikation entstehen Individuen, denen sicher viele Gene fehlen, die bei Wildarten häufig sind, entstehen Tiere mit ganz „neuartigen" Genkonstellationen, im Vergleich zu der innerhalb der Wildart in der Norm üblichen. Und trotzdem finden wir keine Berechtigung, solche Fälle als Artbildung, als Schritt zu neuer evolutiver Grundeinheit aufzufassen. All diese Praeadaptationsmöglichkeiten bleiben im Bereich innerartlicher Ausformung. Das steht im Einklang mit der Aussage, daß das Einzelindividuum einer Art aus deren Gesamtgenbestand, ihrem gene-pool, zwar seine Gene bezieht, aber nicht alle darin vorhandenen Gene besitzen muß und trotzdem Artglied bleibt und daß verschiedene Rekombinationen Strukturunterschiede bewirken, ohne den Artrahmen zu sprengen. Wird nun zu diesen Erkenntnissen die Vorstellungswelt der Substitutionsgene gefügt, die Kosswig mehrfach (1947, 1959) aufgegriffen hat, so wird das Bild noch bunter und undurchsichtiger. Es wird damit doch ausgesagt, daß wesentlich erscheinende Strukturen verschiedenen Auslösern ihre Entstehung verdanken, daß also Ähnlichkeiten auf verschiedene Weise zustande kommen können. Das führt zu Fragen, wie sie auch die moderne Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie aufwerfen. Wir haben diese Tatsachen auf unserem Symposion in Bremen (Zool. Anz. **164**. H. 7—10, 1960) erörtert. Heute ist erkannt, daß gleiche Gestalten und Organe aus sehr verschiedenem Material und in sehr verschiedener Weise aufgebaut werden können. Stärker als die genetische Frage rückt damit die entwicklungsphysiologische Problematik in den Vordergrund. Gibt es da eine Grenze zwischen Artmerkmalen und innerartlichen Besonderheiten? Wie weit reicht der gesicherte Geltungsbereich der Praeadaptationsvorstellungen für die Evolution?

Solche Fragen werfen ja auch die Phaenomene der Parallelbildungen auf, die bei Haustieren auffällig sind (Herre, 1961), die aber eine Erschei-

nung allgemeinerer Bedeutung darstellen (Herre, 1962); ich verweise in diesem Zusammenhang auf die modernen Erörterungen über die Entstehung der Säugetiere (Olson 1959, Simpson 1959), aber auch auf das Dipteren-Beispiel, welches Kosswig soeben brachte. Doch ich will die Aussprache nicht auf Punkte lenken, die wir im vorjährigen Symposion in Frankfurt (Zool. Anz. **166**, Heft 9—12, 1961) erörterten. Im diesjährigen Rahmen scheint mir die Frage nach dem Wert von Modellbeispielen nicht nutzlos, weil wir ja eine sichere Grundlage behalten müssen. Vielleicht trüge zur Klärung dieser Frage bei, wenn wir in künftigen Aussprachen den Wandel und das Zustandekommen von Merkmalskombinaten, die Substitution von Einzelmerkmalen in diesen und die Bedeutung solcher Prozesse als evolutive Ereignisse wieder eingehender erörtern würden.

Ich bin mir darüber klar, daß mein Diskussionsbeitrag mehr Kritik als Fortentwicklung bringt. Aber ich darf wohl auf Karl-Ernst von Baer (1862) verweisen, welcher mahnend feststellte, daß es eine Fehlmeinung sei, die Wissenschaft habe immer nur aufzubauen, sie müsse oft viel mehr einreißen, als sie an die Stelle setzen könne. Aber durch solches Unterfangen wird freies Bauland für neue Gedankengebäude gewonnen, in denen inzwischen neuerarbeitete, feste Bausteine der Wissenschaft tragfähigere und bedeutendere Bestandteile darstellen können. als wenn nur versucht wird. sie in alte Vorstellungen als doch nur schwach wirkende Stützen einzubauen.

Schrifttum

Baer, C. E. v.: Ber. Anthrop. Ges., Göttingen, p. 16 (1862).

Darwin, Ch.: Über das Variieren von Tier und Pflanzen im Zustand der Domestikation. Übers. v. V. Carus, Leipzig (1868, 1906).

Dobkowitz, L.: Vom Wandel der Karausche (Giebel) zum Goldfisch. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie **77** (1962) 234—237.

Dobzhansky, Th., und B. Drescher: Ein Beitrag zur genetischen Basis der Quantenevolution. In: G. Kurth, Evolution und Hominisation. Fischer, Stuttgart (1962) 64—73.

Gray, A. P.: Mammalian Hybrids C. A. B. Bucks. England (1954).

Herre, W.: Domestikation und Stammesgeschichte. In: G. Heberer, Die Evolution der Organismen Bd. II. Fischer, Stuttgart (1959) 801—856.

— Der Rasse- und Artbegriff. Handbuch der Tierzüchtung Bd. III/1, Berlin-Hamburg (1960) 1—24.

— Kleine Bemerkung zu systematischen Fragen. Ztschr. f. Säugetierkunde **26** (1961) 188—191.

— Grundsätzliches zur Systematik des Pferdes. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie **75** (1961) 57—78.

— Zur Problematik der Parallelbildungen bei Tieren. Zool. Anz. **166** (1961) 309—333.

— Zum phylogenetischen Pluripotenzbegriff. In: Kurth, Evolution und Hominisation. Fischer, Stuttgart (1962) 36—48.

— H. Frick und M. Röhrs: Über Ziele, Begriffe, Methoden und Aussagen der Haustierkunde. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie **76** (1961) 114—124.

Klatt, B.: Die Entstehung der Haustiere. Handb. d. Vererbungswiss. III (1927) 1—107.

Kosswig, C.: Über Substitutionsgene und Transfer der Genfunktionen. Experientia III (1947) 404—410.

Kcsswig, C.: Genetische Analyse stammesgeschichtlicher Einheiten. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Münster 1959 (1960) 42—73.
— Über praeadaptive Mechanismen in der Evolution vom Gesichtspunkt der Genetik. Zool. Anz. **168** (1962).
Mayr, E.: Zufall oder Plan? Das Paradox der Evolution. In: G. Kurth, Evolution und Hominisation. Fischer, Stuttgart (1962) 21—35.
Menghin, O.: Vorkolumbianische Haushühner in Südamerika. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie **76** (1962) 345—356.
Meunier, K.: Zur Diskussion über die Typologie des Hauspferdes und deren zoologisch-systematische Bedeutung. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie **76** (1962) 225—237.
Möller, W.: Zur Höckerbildung bei Anseriformes. Z. Tierzüchtung und Züchtungsbiologie **77** (1962) 220—222.
Olson, E. C.: The evolution of mammalian characters. Evolution **13** (1959) 344—353.
Ottow, B.: Individuelle Variationen und erbliche Mutationstypen in der Färbung der Vogeleierschalen und kritische Bemerkung zur Entstehung der Schalenfärbung. Ark. f. Zool. (Stockholm) **I** (1949) 59—79.
Reed, Ch. A.: Osteological evidences for prehistoric domestication in south western Asia. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie **76** (1961) 31—38.
Remmert, H.: Untersuchungen an zwei nahe verwandten *Coelopa*-Formen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie **162** (1959) 128—143.

Rempe, U.: Über die Formenvermannigfaltigung des Iltis in der Domestikation. Z. Tierzüchtungsbiologie **77** (1962) 229—233.
— Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169** (1962).
Reuter, W.: Blauschalige Hühnereier. Z. Tierzüchtung und Züchtungsbiologie **77** (1962) 217—219.
Röhrs, M.: Biologische Anschauungen über Begriff und Wesen der Domestikation. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie **76** (1961) 7—23.
— Allometrieforschung und biologische Formanalyse. Z. f. Morphologie und Anthropologie **51** (1961) 289—321.
Simpson, G. G.: Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. Evolution **13** (1959) 405—414.
Stockhaus, K.: Zur Formenmannigfaltigkeit von Haushundschädeln. Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie **77** (1962) 223—228.
Wright, J.: The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. In: Huxley, The new Systematics. London (1940) 161—183.

Manfred Röhrs[1]:

Moderne Systematik und Praeadaptation

Zur Klärung der Bedeutung des Präadaptationsphänomens für die Evolution wird die Frage gestellt: Sind die durch Präadaptation gegebenen Möglichkeiten grundsätzlich unendlich groß, oder bleiben sie begrenzt — wenn ja, auf welchen Rahmen? Zur Begründung dieser Frage einige Gesichtspunkte aus der Systematik: Einer der Gründe, warum moderner systematischer Forschung für die allgemeine Biologie Bedeutung zukommt, ist die Tatsache, daß

[1] Privatdozent Dr. Manfred Röhrs, Hamburg, Zoologisches Staatsinstitut und Museum, Von-Melle-Park 10.

die Einzelerscheinung des Individuums im Rahmen seiner Population gesehen wird. Die Populationen, Unterarten und Arten sind als Kollektive erkannt, zu ihrer Kennzeichnung bedarf es statistischer Hilfsmittel, ebenso spielen biologische Besonderheiten und geographische Gegebenheiten eine Rolle. Es hat sich gezeigt, daß von der Gestalt her gesehen eine viel weitere Umgrenzung der als Arten zu kennzeichnenden Einheiten notwendig ist, als früher angenommen wurde. Die moderne Systematik sieht eine Aufgabe in der Erfassung der Variabilität innerhalb natürlicher Fortpflanzungsgemeinschaften und bemüht sich, die Prinzipien dieser Variabilität zu ermitteln. Es zeigte sich, daß innerhalb der natürlichen Fortpflanzungsgemeinschaften, der Arten, eine bemerkenswerte Variabilität herrscht. Hieraus lassen sich viele Anpassungserscheinungen an neue Umwelten deuten: Einzelerscheinungen innerhalb der Art können präadaptiert sein für neue Lebensbedingungen und unter diesen dann kennzeichnend werden für Populationen und Unterarten. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß es erstaunlich „langlebige" Arten gibt, die seit ihrem Auftreten relativ wenig verändert worden sind; diese Arten haben sicher eine große „Präadaptationsreserve". Auf der anderen Seite starben und sterben aber auch Arten aus; bei solchen Arten, die sich nicht an neue Lebensbedingungen anpassen können, muß die „Präadaptationsreserve" gering sein.

Das Präadaptationsphänomen ist durchaus geeignet, intraspezifische Variabilität, intraspezifische Ausformung zu interpretieren. Wieweit aber können mit dem Präadaptationsphänomen Artbildungsprozesse, also evolutive Schritte gedeutet werden? Diese Frage erscheint konstruiert, da ja vielfach jede Veränderung innerhalb von Arten als Vorstufe der Evolution gedeutet wird. Aber im Rahmen neuerer systematischer Untersuchungen haben statistische und Allometrieuntersuchungen ebenso wie tiergeographische Studien dazu beigetragen, innerartliche Ausformung und zwischenartliche Unterschiede klarer zu erfassen. Dabei hat sich gezeigt, daß in vielen Fällen ein erheblicher Unterschied zwischen innerartlicher Ausformung und Artunterschieden besteht. Selbst die starke Variabilität innerhalb von Haustierarten entspricht nicht zwischenartlichen Unterschieden. Das legt den Gedanken nahe, daß innerartliche Ausformung nicht grundsätzlich die Vorstufe von Artbildungen zu sein braucht. Daher noch einmal die Frage: Wieweit ist es möglich, die gesicherten Tatsachen über das Präadaptationsphänomen auf Artbildungsprozesse und größere evolutive Schritte zu extrapolieren?

G. Niethammer[1]:

Herr Herre betont, daß die ganze Haustierzüchtung bisher zwar eine erstaunliche Ausgestaltung der Arten bewirkt aber keine neuen Arten habe entstehen lassen. Arten sind getrennte Fortpflanzungsgemeinschaften, und Zwillingsarten zeigen, daß morphologisch fast ununterscheidbare Formen

[1] Professor Dr. G. Niethammer, Bonn, Koblenzer Straße 150—169.

durch mancherlei Mechanismen in freier Natur vor Panmixie geschützt sind. Eine wichtige Frage scheint mir daher, wie und warum solche Mechanismen gegen Vermischung in freier Natur, nicht aber im Hausstand entwickelt werden, denn die Haustierrassen werden doch meist oder oft über lange Zeiträume und viele Generationen künstlich voneinander isoliert gehalten, was die geographische Trennung wildlebender Populationen vollständig ersetzen und deshalb auch zu getrennten Fortpflanzungsgemeinschaften, also verschiedenen Arten führen sollte.

F. W. Braestrup[1]:

Die von Herrn Professor Herre gestellte Frage nach der bis in sonst generische Charaktere reichenden Variabilität bei domestizierten Tieren gibt mir Anlaß einige Verhältnisse zu erwähnen, die in dieser Hinsicht von Interesse sein mögen.

I. Die oft erstaunliche Stärke der zentripetalen Selektion bei wildlebenden Tieren. Dies läßt sich beim Museumsmaterial zeigen in Fällen, wo die betreffenden Charaktere unverändert bei jungen und alten Individuen auftreten, so daß sich die Ausmerzung von abweichenden Individuen durch die Jahresklassen statistisch auswirkt.

Bei Säugetieren eignet sich das Dauergebiß vorzüglich für solche Untersuchungen. Trotzdem gibt es anscheinend nur wenige, aber Kurtén (1953, 1955, 1957) hat, besonders bei Fossilmaterial, mehrmals eine Variabilitätsverminderung bei den älteren Jahresklassen nachgewiesen (übrigens auch in ein paar Fällen eine Verschiebung des Durchschnitts als Auswirkung einer gerichteten Selektion). Beim Menschen hat man gefunden, daß nicht nur Individuen, die bei der Geburt besonders wenig wiegen, sondern auch die dabei besonders schweren, eine kürzere Lebenserwartung haben als die durchschnittlichen (Karn und Penrose 1951). Die Unterschiede sind hier natürlich recht gering, aber wir befinden uns ja beim Kulturmenschen sozusagen im Domestikationsbereich. Darum eben die große Variation.

Bei Vögeln haben wir die oft zitierte Arbeit von Bumpus (1899), der eine Menge von Spatzen untersuchte, die bei einem Schneesturm hilflos gefunden wurden. Er verglich die Maße von denjenigen, die starben mit denjenigen, die sich erholten. Es zeigte sich, daß die Variation unter den ersteren erheblich größer war als unter den letzteren.

In dieser Hinsicht besonders wichtige Tatsachen kann man in der herpetologischen Literatur finden. Die Beschilderungsvariationen bei Reptilien sind als altersunabhängig besonders geeignet. Die Abweichungen sind solche, die sonst als normale Unterschiede zwischen Arten und Rassen auftreten, und man hat auch gelegentlich Erfahrungen gemacht, die direkt zeigen, daß es sich in der Hauptsache um erblich bedingte Charaktere handelt. Dunn (1942)

[1] Dr. F. W. Baestrup, Zoologisk Museum, Krystalgade 27, Kopenhagen. K.

hat besonders auf die Möglichkeiten hingewiesen, Wirkungen von „differential survival" bei Schlangen nachzuspüren, und er hat eine Reihe von Beispielen zusammengestellt. Dadurch angeregt haben INGER (1942, 1943) und andere ähnliche Feststellungen gemacht. MERTENS (1947) fand z. B. unter 223 erwachsenen *Natrix natrix* 13,00% Varianten in der Zahl der Postocular-Schilder, unter 60 Jungtieren 26,66%. Es sind Eigentümlichkeiten, von denen man eigentlich erwarten sollte, daß sie recht belanglos wären. Es sind wohl hauptsächlich nur Symptome für unvollkommen integrierte Anlagen bei den betreffenden Individuen. HECHT (1951) hat dagegen bei Geckos der Gattung *Aristelliger* Variationen in der Zahl der Haftlamellen untersucht, die augenscheinlich adaptiv bedeutsam sind. Es wurde nicht nur eine Minderung der Variation festgestellt, sondern bei den ältesten (und schwersten) auch eine ausgesprochene Zunahme der durchschnittlichen Lamellenzahl, die wahrscheinlich durch eine gegengerichtete Selektion bei den jüngeren (aber trotzdem fortpflanzungsfähigen) Individuen aufgewogen wird.

Die Ausmerzung der von der Norm abweichenden Individuen, die man beinahe überall, wo ein solcher Nachweis möglich ist, bei wildlebenden Tieren findet, bedeutet im Zusammenhang mit der durch besondere (von Herrn Professor KOSSWIG in seinem Vortrag erwähnte) Mittel aufrechterhaltenen genetischen Variabilität, daß jede Population in der Natur sich sozusagen in einer Zwangsjacke befindet. Und wenn diese Zwangsjacke ausgezogen wird, wie es bei der Domestikation geschieht, kann man eigentlich erwarten, daß die Art sich recht ungestüm benimmt.

II. Die Berechtigung dieses Gesichtspunktes kann man ferner zeigen durch Beispiele von ökologisch-morphologischen Auswirkungen der Konkurrenz von seiten der verwandten Arten.

In diesem Zusammenhang kann man insbesondere das Phänomen erwähnen, das BROWN und WILSON (1956) „character displacement" genannt haben. Das berühmteste Beispiel betrifft die beiden Kleiberarten *Sitta neumayer* und *S. tephronota*, deren allopatrische Populationen einander sehr ähnlich sind, aber wo sie (in Persien) eine „zone of overlap" bilden, weichen sie sozusagen auseinander (Färbung, Größe, Schnabelform), offenbar als Anpassung an verschiedene Nischen (VAURIE 1951). In anderen Fällen kann man es eher so ausdrücken, daß, wo die eine von zwei sonst sympatrisch lebenden Arten fehlt, sich die allein vorhandene Art morphologisch und ökologisch der abwesenden nähert. Zum Beispiel sind die mediterranen Rassen von *Apodemus sylvaticus* (gegen die Bergmannsche Regel) größer als die mehr nördlichen, was offenbar mit der Abwesenheit von *A. flavicollis* zusammenhängt. Auf Inseln im Englischen Kanal, wo gleichfalls die größere Art fehlt, sind die *A. sylvaticus* sehr *flavicollis*-ähnlich (CRANBROOK 1957). Umgekehrt nähert sich z. B. die *A. flavicollis*-Population in der Gegend der Baltischen Länder, wo *sylvaticus* fehlt, der letzteren (Daten bei URSIN, 1956). Der intermediäre Zustand beschränkt sich in den meisten Fällen nicht auf die Größe, sondern betrifft auch relative Schwanzlänge und Färbung.

Ein sehr schönes Beispiel liegt zweifellos beim Sandregenpfeifer vor. Im nördlichsten Skandinavien und weiter ostwärts verbreitet sich eine besonders kleine und dunkler gefärbte Rasse, die somit Annäherung an den nahe verwandten (und hier abwesenden) Flußregenpfeifer zeigt, den sie auch ökologisch weitgehend vertritt. Es ist allerdings versucht worden, diese gegen die gewöhnliche Klima-Merkmalsparallelität verlaufende geographische Variation durch Einwirkung des Klimas im Winterquartier zu erklären (SALOMONSEN 1955, p. 45). Diese Rasse überwintert am südlichsten (meist im tropischen Afrika), und es wird hervorgehoben, daß das Brutgebiet sehr früh — schon im Juli—August — verlassen wird. Dabei wurde aber merkwürdigerweise vergessen, daß der Sandregenpfeifer trotzdem normalerweise im Brutgebiet sehr niedrigen Temperaturen ausgesetzt ist. Er kommt nämlich sehr früh an, wenn noch Schnee und Eis zu erwarten ist.

Die Voraussetzung des character-displacement-Phänomens ist eine durch Konkurrenz bedingte strenge Innehaltung einer bestimmten Nische. Dabei sind bestimmte Lebensraumwahl-Mechanismen im Spiel, die nicht nur erblich bedingt sind, sondern auch eine traditionelle Grundlage haben können, wodurch unter Umständen eine mittels Baldwin-Effekts herbeigeführte neue Adaption erreicht werden kann. Es gibt nämlich Fälle von z. B. Abweichungen der Nistweise bei ganzen Vogelpopulationen, die man schwerlich anders als mittels Tradition aufrechterhalten verstehen kann (PEITZMEIER 1939, SCHIERMANN 1939), und man kennt auch wenigstens einen Fall, wo dies bewiesen ist, weil man den zufälligen Beginn der Abweichung kennt (HOLSTEIN 1954).

Wichtig ist aber zu beachten, daß solche Veränderungen der Lebensweise sich nur sehr selten durchsetzen können. Dies wird durch Konkurrenz von seiten anderer Arten verhindert. Jede Art wird dadurch in einer besonderen Nische festgehalten, wo sie sich auf die Dauer erhalten kann (LACK 1945). Nur unter Umständen, wo ganz neue Möglichkeiten entstanden sind (Kulturlandschaft), oder wo Konkurrenten fehlen (z. B. auf Inseln), kann man normalerweise eine Eroberung von neuen Nischen beobachten. Es gibt in der ornithologischen Literatur sehr viele solche Fälle. Um nur einen zu erwähnen: der Wiesenpieper kommt in den kleinen Birkenwäldern in Island als reiner Waldvogel vor (TIMMERMANN 1949, p. 309), natürlich dadurch bedingt, daß es in diesem sehr isolierten Waldbiotop keine Fitislaubsänger usw. gibt.

Schrifttum

BROWN, W. L., and E. O. WILSON: Character displacement. Syst. Zool. **5** (1956) 49—64.

BUMPUS, H. C.: The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, *Passer domesticus*. Biol. Lectures Wood's Hole for 1898 (1899) 209—226.

CRANBROOK, Lord: Long tailed field mice (*Apodemus* sp.) from the Channel Islands. Proc. Zool. Soc. Lond. **128** (1957) 597—600.

DUNN, E. R.: Survival value of varietal characters in snakes. Amer. Nat. **76** (1942) 104 bis 109.

HECHT, M. K.: Natural selection in the lizard genus *Aristelliger*. Evolution **6** (1952) 112—124.

Holstein, V.: Fuglelivet på Jægerspris gods. Jagttagelser fra 1929 til 1952. III Spurvefugle. Dansk orn. Foren. Tidsskr. **48** (1954) 3.

Inger, R. F.: Differential selection of variant juvenile snakes. Amer. Nat. **76** (1942) 527—528.

— Further notes on differential selection of variant juvenile snakes. Amer. Nat. **77** (1943) 87—90.

Karn, M. N., and L. S. Penrose: Birth weight and gestation time in relation to maternal age, parity and infant survival. Ann. Eugen. Lond. **16** (1951) 147—64. (Zit. nach J. B. S. Haldane. In: P. R. Bell et al., Darwin's biological work. Cambridge (1959) 121.)

Kurtén, B.: On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. Acta Zool. Fennica **76** (1953) 1—122.

— Sex dimorphism and size trends in the cave bear. Acta Zool. Fennica **90** (1955) 1—48.

— A case of darwinian selection in bears. Evolution **11** (1957) 412—416.

Lack, D.: The ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shag (*P. aristotelis*). J. Anim. Ecol. **14** (1945) 12—16.

Mertens, R.: Studien zur Eidonomie und Taxonomie der Ringelnatter (*Natrix natrix*). Abh. senckenberg. naturf. Ges. **476** (1947) 1—38.

Peitzmeier, J.: Kann abweichendes ökologisches Verhalten einer Vogelpopulation durch psychologische Faktoren erklärt werden? Orn. Monatsb. **47** (1939) 161—166.

Salomonsen, F.: The evolutionary significance of bird-migration. Dan. Biol. Medd. **22** no. 6 (1955) 1—62.

Schiermann, G.: „Stammesgenossenschaften" bei Vögeln. Orn. Monatsb. **47** (1939) 1—3.

Timmermann, G.: Die Vögel Islands. Vísind. Island. Reykjavik **28** (1949) 241—524.

Ursin, E.: Geographical variation in Apodemus sylvaticus and A. flavicollis (Rodentia, Muridae) in Europe with special reference to Danish and Latvian populations. Biol. Skr. K. Dansk. Vid. Selsk. **8**, 4 (1956) 1—46.

Vaurie, C.: Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*). Proc. X Internat. Orn. Congr. (1951) 163—166.

G. Gottschewski[1]:

Zusammengefaßte Diskussionsbemerkung zu den Vorträgen von Kosswig, Osche und Kummer über das Präadaptationsproblem.

Nach Ansicht von Kosswig würde für jede Abänderungsmöglichkeit der Umwelt in dem „Genteich" schon immer ein mutiertes Gen parat liegen. Eine Artbildung würde demnach erst dann beginnen können, wenn die Population eine Größe erreicht hätte, die die Anlage eines solchen universellen gene pools ermöglichen würde. Die Präadaptation soll also, wenn ich recht verstanden habe, dadurch gegeben sein, daß in dem „Genteich" alle Faktoren für eventuell auftretende Möglichkeiten vorhanden sind und daß als Antwort auf spezifische Reize eine Einengung der Möglichkeiten geschieht. Das bedeutet, daß dann bei der neu entstandenen Art wieder ein Genteich gebildet wird, wieder nach Erreichen eines Optimums und Einsetzen einer selektiven Umweltänderung eine Einengung eintritt und so fort. Damit wäre das Entstehen einer Art gewissermaßen die Folge eines Flaschenhalsprozesses. Falls

[1] Professor Dr. G. Gottschewski, Mariensee über Wunstorf, Max-Planck-Institut für Tierzucht und Tierernährung.

keine Individuen vorhanden sind, die durch diesen Engpaß hindurchkönnen, unterbleibt dieser Schritt, ist aber das Reservoir groß genug, so geht der Prozeß weiter, weil einige Individuen sich den neuen Gegebenheiten als angepaßt erweisen.

Übertragen auf die Verbreitung der Population hätten die Verbreitungsgrenzen dieser Art dann die größtmögliche Ausdehnung erreicht, wenn der „gene pool" sein Optimum erreicht hat. Für die Domestikation bedeutet das: Bei der Haustierwerdung war z. B. für jede der heutigen Hunderassen beim Beginn der Domestikation in der Population der Wildahnen ein Genreservoir vorhanden, in dem alle bei der Domestikation aufgetretenen Merkmale schon verankert waren. Durch die beginnende Inzucht, die m. E. ein wesentlicher Unterschied in der Haustierzüchtung gegenüber der Panmixie der Wildpopulationen ist, findet zwar eine Stabilisierung bestimmter Anlagen innerhalb des gesamten Vorrates statt, aber es sind keine Mechanismen hinzugekommen, die in den Wildpopulationen die Voraussetzung für eine Artbildung sind. Dadurch wäre es verständlich, daß wir in keinem Falle bei den Haustierrassen einen Schritt zu einer neuen Art entdecken können. Damit würde auch die Unbehagen verursachende Hypothese der erhöhten Mutationsrate bei den Haustieren fortfallen.

Der „gene pool" stellt nun gleichzeitig auch die Reaktionsnorm dar. Bei den Haustierrassen müßten wir dann von einer Verengung der Reaktionsnorm gegenüber den Wildahnen sprechen. Eine plausible Annahme.

Diese Hypothese erklärt m. E. aber den Vorgang der Domestikation nicht vollständig. Bei der Inzucht, die z. B. in allerletzter Zeit von HERTWECK bei *Musca domestica* im großen Umfange und von uns im geringeren Umfange beim Kaninchen durchgeführt ist bzw. durchgeführt wird, zeigt sich übereinstimmend, daß ein Merkmal, welches in der ursprünglichen Population nur eine geringe Penetranz und Manifestierungsstärke hat, schon nach wenigen Generationen in seiner Penetranz und Expressivität gesteigert wird. D. h., daß sich aus einem „gene pool" in wenigen Generationen bei einer Inzucht auf ein bestimmtes Merkmal hin, der genetische Hintergrund anscheinend schnell auf dieses Merkmal „einstellt". Diese Befunde sprechen m. E. dafür, daß in einer panmiktischen Ausgangspopulation ein großes Reservoir für „alle" Möglichkeiten vorhanden ist; gleichgültig, ob es sich dabei um die analysierte erbliche Fixierung von Kotplätzen oder die von Flügel- oder beliebigen anderen Merkmalen handelt. Sobald aber eine durch äußere Umstände, z. B. durch Inzucht, beschleunigte Selektion auf ein bestimmtes Merkmal hin eintritt, d. h. eine Einengung der ursprünglichen Reaktionsnorm, wird in den betreffenden Individuen als Antwort auf diesen Eingriff die Reaktionsnorm sehr schnell neu stabilisiert und die betreffende Merkmalsbildung ausgeprägter. Wir müssen es hier demnach mit einer Kanalisierung der Prozesse zu tun haben, weil anscheinend durch den ersten Schritt der zweite, durch diesen der dritte und so fort festgelegt ist und ferner mit der Einengung der Möglichkeiten der Folgereaktionen eine scheinbare Beschleunigung des Gesamtvorganges eintritt. Diese Vorstellungen ließen sich durchaus in ein

modernes wahrscheinlichkeitstheoretisches Gewand einkleiden und würden nicht den vorgetragenen Ergebnissen widersprechen. Zu der Frage der Heterosis wäre folgendes zu sagen:

Das echte Heterosisphänomen, das schon Anfang dieses Jahrhunderts von den Botanikern beschrieben wurde, ist sicherlich ohne Bedeutung für die Evolution, weil sich d i e s e Heterosiswirkung nur auf die F_1 zweier schon weitgehend stabilisierter Elternrassen beschränkt. Jede Kreuzung solcher F_1-Tiere bringt niemals wieder eine Heterosiswirkung hervor, sondern in der F_2 werden wir eine völlige Aufspaltung finden. Die Tatsache, daß die Heterozygoten den Homozygoten überlegen sind und daß bestimmte Inversionsheterozygoten in den Populationen je nach der Umwelt prozentual mehr oder weniger vertreten sind, wird von DOBZHANSKY als Euheterosis bezeichnet. Diese „Anpassungsheterosis" ist nichts anderes als die schon von den verschiedensten Autoren beschriebene Tatsache, daß ein Individuum, das für ein betimmtes Allelenpaar heterozygot ist, den beiden entsprechenden homozygoten Individuen deshalb überlegen ist, weil in den Heterozygoten mehr Möglichkeiten bestehen und damit eine größere Anpassungsmöglichkeit an die Umwelt vorliegt. Es läßt sich leicht zeigen, daß in einer „absolut" konstanten Umwelt die Homozygoten häufig den Heterozygoten überlegen sind. Man sollte m. E. mit dem Terminus der Heterosis vorsichtiger umgehen.

Das Präadaptationsplateau, das eine Art in der alten Umwelt erreichen kann und vor einer neuen Artbildung erreichen muß, wäre nach OSCHE das Integral über sämtliche Präadaptationseinzelwerte. Auf Grund der Diskussionsbemerkung von KOSSWIG soll man sich diesen Vorgang so vorstellen, daß die Schritte, die zu diesem Präadaptationsplateau führen, jeweils durch Genteiche gekennzeichnet sind. Dies widerspricht m. E. den ursprünglichen Voraussetzungen und kann doch nur bedeuten, daß jeweils verschiedene „Genteiche" vorhanden sind. Mir erscheint eine solche Vorstellung, daß Schritt für Schritt jedesmal ein neuer Genteich angelegt wird, wenig wahrscheinlich. M. E. kann man sich den Weg zum Präadaptationsplateau so vorstellen, daß nicht nur eine quantitative, sondern auch eine qualitative Erweiterung eines ursprünglich kleinen Genteiches vor sich geht. Die Größe des „gene pools" ist eine Funktion der Populationsgröße und der Zeit, die seit dem Entstehen der Art vergangen ist. Oder anders ausgedrückt, die Art breitet sich allmählich immer weiter in der Umwelt aus und mit steigender Individuenzahl bekommt sie gleichzeitig einen größeren Vorrat an Genen; das wäre eine quantitative und qualitative Ausbreitung des „Genteiches". Das Präadaptationsplateau, das die Art erreicht, wäre dann ein Ausdruck für die durch ihr Genreservoir garantierte optimale Ausbreitung der Art.

Und schließlich einige Bemerkungen zum Vortrag von KUMMER. Es ist ein Befund, auf den die Entwicklungsphysiologie stößt, daß jedes Organ zunächst normal angelegt wird, d. h. die Organanlage ist in ihrer Bildung zunächst unabhängig von einem eventuell vorliegenden „abartigen" Genotypus; dessen Einfluß setzt erst später ein. So ist z. B. bei *Drosophila*-Augen-

mutanten, von praktisch augenlos (eyeless) bis normaläugig, der Beginn der Augenentwicklung normal.

Angenommen, eine augenlose Mutante wäre für eine bestimmte Umwelt angepaßt. — Ich mache diese Prämisse, weil es z. B. durchaus denkbar ist, daß das Fehlen der Augenpigmente bei den augenlosen Mutanten für bestimmte Umweltbedingungen günstiger sein kann, als ihr Vorhandensein. — Es ist ein von mir festgestellter Experimentalbefund, daß ein Teil des dioptrischen Apparates bei Bar- und eyeless-Individuen so angelegt wird, als ob diese Individuen normale Augen ausbilden würden. Wenn aber keine Ommatidien gebildet werden, wird nachträglich der nicht gebrauchte Teil des dioptrischen Apparates wieder „eingeschmolzen". D. h., bei der Entwicklung eines Merkmals kann, wie in diesem Beispiel, ein durch die Selektion begünstigtes Gen erst dann in die Entwicklung eingreifen, wenn vorher zunächst einmal auch solche Phäne angelegt sind, die für die spätere Funktion des genotypisch veränderten Organs nicht notwendig sind, die aber zum Grundmuster gehören.

M. E. werden alle primordialen Organe in ihrer Struktur durch ein Genmuster festgelegt, das nicht ohne letale Auswirkungen geändert werden kann, und das sich deshalb bisher einer Analyse entzogen hat. Alle Gene, die im Kreuzungsexperiment nachweisbar in die Entwicklung und Bildung eines Organs eingreifen, modellieren erst später das Grundmuster des Organs. Jedes Organ ist also gewissermaßen in seiner Grundanlage präadaptiert für alle Möglichkeiten, die durch Gene oder Umweltreize auftreten können. Wenn sich ein Funktionswandel in einem Organ vollzieht, und dieses Organ jetzt z. B. statt zum Graben zum Klettern benutzt wird, so müßte m. E. die Genwirkung das Primordium betreffen. Ein solcher Vorgang wäre denkbar, wenn „neue" Genwirkungen allmählich soweit vorverlegt werden, daß sie in das „Grundmuster" störungsfrei eingebaut werden. Damit werden auch sie für die Existenz des Individuums unumgänglich notwendig. Die erbliche Fixierung dieses Grundmusters könnte man den „nucleären" Einflüssen, von denen die Entwicklungsphysiologen bis zur Bildung der Körpergrundgestalt sprechen, gleichsetzen und diesen „Kerneinflüssen" die „einzelnen Genwirkungen" gegenüberstellen, die später im Embryonalleben als Einzeleingriffe nachweisbar sind. Wir hätten damit von seiten der Entwicklungsphysiologie auch ein durch die Historie des Individuums erklärbares Präadaptationsplateau, von dem aus sich jetzt die spezielle Organentwicklung in mannigfaltiger Richtung als Modifikation oder Mutation vollziehen kann.

Diese Ansicht würde durch die Beobachtung gestützt werden, daß im Laufe der Generationsfolgen, vor allem bei Inzucht, der Grad der Merkmalsausbildung verstärkt wird und als Folge des Hinzutretens von Hemmungsgenen oder epistatischen Genen der nachweisbare Eingriff in die Organentwicklung immer weiter vorverlegt wird. Es ist zudem bekannt, daß bei Inzuchttieren manche Gene letal wirken können, die nach Auskreuzen in ein fremdes Genmilieu subletal oder sogar ohne nachweisbaren Einfluß auf

die Vitalität der Merkmalsträger sind. Der Nachweis, daß auch hier eine zeitliche Verschiebung in der Merkmalsausbildung vorliegt, fehlt noch.

Es ist auch durchaus vorstellbar, daß z. B. beim Knochen solche Strukturen embryonal vorgebildet werden, die nur aus einer funktionellen Anpassung an bestimmte, erst postnatal wirkende Druck- oder Zugmomente verständlich erscheinen, wenn man annimmt, daß die erbliche Fixierung dieser Strukturen in das „Grundmuster" eingebaut sind. Dabei erscheint es mir durchaus plausibel, daß bei der Bildung dieses Grundmusters ein Kanalisierungsprozeß vor sich geht, wie wir ihn schon einmal mit Herrn WETTE diskutiert haben; d. h., wird eine Abänderung des Grundmusters in einer bestimmten Richtung tatsächlich einmal fixiert, so kommt es sehr schnell zu einer grundlegenden Änderung des betreffenden Grundmusters, weil hier weniger Ausweichmöglichkeiten bestehen als bei der späteren Embryogenese. Das bedeutet nicht, daß wir für dieses Grundmuster andere Gene oder andere Mechanismen annehmen müssen, wie für die späteren Vorgänge. Das bedeutet nur: Erstens, daß ein „neuhinzutretendes" Gen, das einen Selektionsvorteil für den Merkmalsträger bedeutet, sehr schnell in den Genotyp verankert wird. Dafür sprechen eine Reihe von Ergebnissen. Und zweitens, daß die Organanlagen weit stärker genetisch abgesichert sind, daß in dem Netz der Genwirkungen ein bestimmter Bezirk noch enger verflochten ist, als die Vorgänge in der späteren Organogenese; und daß, wenn hier Abänderungen einzelner Komponenten durchgeführt werden, sie von dem Organismus meist nicht toleriert werden. Ein Funktionswandel wird also ein seltenes Ereignis bleiben müssen.

Mit diesen Bemerkungen möchte ich nur andeuten, daß wahrscheinlich eine Reihe der diskutierten Probleme erst gelöst werden kann, nachdem die entwicklungsphysiologische Analyse weiter vorangetrieben ist.

F. ANDERS[1]:

Diskussionsbemerkung

Zu den Erörterungen der Herren Referenten und Diskussionsredner zum Präadaptationsphänomen möchte ich mir vom genetischen Standpunkt aus noch folgende Bemerkungen erlauben und dabei nochmals auf das sog. Schwielenargument zurückkommen, das Herr KUMMER hier erörtert hat. Ich möchte mich hier der schon oft ausgesprochenen Meinung anschließen, daß die Mutations-Selektionstheorie vollständig ausreicht, dieses eigenartige Phänomen der Verdickung lokaler Hautpartien, die bereits v o r der funktionellen Beanspruchung und unabhängig davon z. B. beim Strauß, Warzenschwein oder beim Menschen auftreten, zu erklären, und zwar im Sinne von WADDINGTONS „genetischer Assimilation". Dabei möchte ich folgendes Denkmodell entwerfen: Es möge primär eine funktionelle Beanspruchung vorliegen, die zunächst rein modifikatorisch mit einer Schwielenbildung beantwortet wird, wie dies wohl immer der Fall ist, wenn bestimmte Hautpartien

[1] Privatdozent Dr. F. Anders, Saarbrücken 15, Zoologisches Institut des Saarlandes.

einem besonderen Druck ausgesetzt werden. Das Erbgut läßt für solche und ähnliche Modifikationen wohl immer einen gewissen Spielraum. Bei diesem Sachverhalt ist es nun m. E. durchaus verständlich, daß alle neu auftretenden Allele, die eine Tendenz zu einer lokalen Hautverdickung — sei sie auch noch so geringfügig wie im Falle von Isoallelen — bewirken, einen positiven Selektionswert haben werden, denn sie sind zweifellos sozusagen „prädisponiert" (es sei hier der Ausdruck „präadaptiert" vermieden, weil er in einem anderen Sinne gebraucht wird) für die ohnehin schon auf modifikatorischem Wege bewirkte Schwielenbildung. Diese Allele werden sogleich bei ihrem ersten Auftreten „assimiliert", wobei sie sich in ihrer Wirkung summieren können. Vielleicht wird diese Denkmodell noch anschaulicher, wenn man die ursprünglich modifikativ hervorgerufene Schwielenbildung im übertragenen Sinne als „Falle" für diese „prädisponierten" Allele auffaßt. Diese Allele geraten auf Grund ihres positiven Selektionswertes in diese „Falle" hinein und unterstützen nun die funktionell-modifikative Schwielenbildung. Sind diese die Schwielenbildung fördernden Allele erst einmal angereichert, dann erscheint es geradezu selbstverständlich, daß sie sich z. B. auch dann manifestieren, wenn — wie beim Embryo — noch gar keine funktionelle Beanspruchung, die später dasselbe bewirken würde, vorliegt.

In einer ähnlichen Weise kann m. E. auch die Entstehung der erblichen Pigmentierung hell- und dunkelhäutiger Rassen beim Menschen befriedigend interpretiert werden, wobei die Verhältnisse hier übersichtlicher sind, weil wir über die genetische Bedingtheit der Pigmentierung — es sind wenigstens 2 Hauptgene und viele Nebengene am Werke — relativ gut Bescheid wissen. Auch hier hat das Erbgut den umweltbedingten Modifikationen einen Spielraum gelassen, denn es ist eine bekannte Tatsache, daß Sonneneinstrahlung die Haut bräunt, wodurch sie vor Verbrennungen geschützt wird. Unter dem Einfluß fortgesetzter und nachhaltiger starker Sonneneinstrahlung haben nun zwangsläufig alle Allele, die die modifikativ verstärkte Pigmentbildungsreaktion in irgendeiner Weise fördern, von vornherein einen positiven Selektionswert und werden, sobald sie auftreten, für die Pigmentbildung „assimiliert" oder — mit anderen Worten — geraten in eine „Falle", in der sie dank ihres „Prädispositionswertes", d. h. dank ihrer die modifikative Pigmentbildungsreaktion verstärkenden Wirkung, erhalten bleiben, homozygot werden und fortan unabhängig von der Sonneneinstrahlung eine im großen und ganzen ausreichend starke Pigmentbildungsreaktion verursachen.

Ob die Dunkelhäutigkeit der sonnenexponierten Menschenrassen tatsächlich auf diese Weise entstanden ist, läßt sich freilich nicht beweisen. Die Tatsache jedoch, daß sehr viele Pigmentbildungsallele „assimiliert" worden sind, wie Kreuzungen zwischen hellhäutigen und farbigen Rassen zeigen, legt jedoch die Annahme nahe, daß hier wirklich eine Art „Fallenmechanismus" existiert. — Für die Entstehung erblicher Hellhäutigkeit in sonnenarmen Regionen lassen sich entsprechende Erklärungsmöglichkeiten finden.

W. Tischler[1]:

1. Unter Prädisposition versteht man in der Pflanzenpathologie seit Sorauer (1888) phänotypische, durch Umwelteinflüsse gesteigerte oder verringerte Anfälligkeit für Krankheiten, oder allgemeiner ausgedrückt: alle äußeren Bedingungen, welche die Disposition (Reaktionsnorm) modifizieren. Man sollte dieses von einer anderen biologischen Disziplin in anderem Sinn verwandte Wort daher nicht für Präadaptation verwenden.

2. Welches Kriterium gibt es für Klimaxadaptation? Ich halte den Begriff für zu subjektiv. Die wenigsten Organismen dürften überhaupt „maximal" in die stets sich ändernden Umweltverhältnisse angepaßt sein. Übrigens vollzieht sich gerade der Übergang von saprobiontischer zu parasitischer Lebensweise offenbar sehr leicht und kommt ebenso wie bei Nematoden auch bei Bakterien, Pilzen, Amöben, Dipterenlarven u. a., je nach den Umweltbedingungen selbst bei verschiedenen Populationen der gleichen Art in unterschiedlicher Realisierung vor.

H. Spatz[1]:

Diskussionsbemerkung am 3. 10. 1961

In der Vergleichenden Neuroanatomie der Mammalier wird bekanntlich die Zunahme des Neocortex als Maßstab der Evolution benützt. Man sucht dabei nach einer „primitiven" Ausgangsstufe. Hierfür kommen weniger die Monotremen und Marsupialier, sondern mehr bestimmte Insektivoren in Betracht, nämlich Tenreciden und Erinaceiden. Mit quantitativer Methodik fanden Stephan und Bauchot den niedersten Wert für den Neocortex (nur 18,5% der gesamten Oberfläche der Hemisphäre) bei dem in Madagaskar lebenden Tenreciden *Setifer setosus*. Erinaceiden und Tenreciden sind aber im ganzen gesehen sicher nicht frei von Spezialisierungserscheinungen. Auch hier ist die Primitivität also nur relativ, sie bezieht sich nur auf ein bestimmtes Organ, die Großhirnrinde, und zwar nur im Bereich der Eutheria. Rätselhaft bleibt, weshalb sich z. B. die Erinaceiden seit dem unteren Miocän ausgesprochen konservativ verhalten, während z. B. in der Reihe der Primaten die Tendenz der progredienten Evolution des Neocortex so deutlich hervortritt. — „Praeadaption" könnte auch bei der Evolution des Säugergehirns angenommen werden. Schon Versluys vermutete, daß bestimmte Cebiden einen relativ hohen Kephalisationsgrad besitzen, ohne daß anscheinend das Organ voll in Funktion genommen wird. Versluys meint, die Vergrößerung (nach ihm Verdoppelung) des Organs „geht der Anpassung voraus". Auch die Tatsache, daß beim *Homo neanderthalensis* eine Kapazität des Endocranium bestehen kann, die derjenigen des *Homo sapiens* gleichkommt, gibt zu denken. Es sieht so aus — wenn die Praemissen stimmen —, als würde die

[1] Professor Dr. Wolfgang Tischler, Kiel, Hegewischstr. 3, Zoologisches Institut.
[1] Professor Dr. H. Spatz, Frankfurt M., Deutschordenstr. 46.

„cerebrale Leistungspotenz", wie sie mit einem gewissen Grad der Gehirnevolution im Laufe von Jahrhunderttausenden erreicht wird, der „cerebralen Leistungsentfaltung", wie sie während der Vorgeschichte und Geschichte erlangt wird, erheblich vorangeht.

A. Kaestner[1]:

Diskussionsbemerkung zum Vortrag Osche

Von Praeadaptation kann man grundsätzlich in jedem Falle sprechen, in dem die abgeleitete Gruppe (Art) in einer gegenüber der Stammgruppe (Art) irgendwie veränderten Umwelt lebt und dabei auf Eigenschaften angewiesen ist, die schon die Stammgruppe besaß, ohne daß sie bei dieser lebensnotwendig erschienen. So wird man z. B. auch bei den Landarthropoden von Praeadaptation sprechen, da ihre Ausbreitung auf dem Festland zweifellos durch die Chitinkutikula wesentlich erleichtert worden ist, die sie von frühpaläozoischen Wasser-Arthropoden übernommen haben, bei denen sie keine Rolle als Verdunstungsschutz gespielt haben kann. Ähnliches gilt von gehäusetragenden Landschnecken.

Bemerkung zur Diskussion am Sonntag.

So einleuchtend und interessant die von den 3 Referenten geschilderten Beispiele von Praeadaptation sind, so unbefriedigend ist der Versuch ausgefallen, eine Definition des Begriffes aufzustellen, der alle 3 Erscheinungen umfaßt. Das liegt vor allem daran, daß, wie schon erwähnt, die von Herrn Kummer vorgetragenen Phänomene im Gegensatz zu den anderen entwicklungsphysiologischer Natur sind. Es wäre unehrlich, trotzdem eine Definition auszuklügeln, weil diese dann einen Vorgang einschlösse, dessen wirksame Kräfte wohl zweifellos andere sind, als die der beiden anderen Beispiele. Wir würden dann durch bloße Worte eine Lücke unseres Verständnisses überbrücken. Es ist aber keineswegs unsere Aufgabe, mit Hilfe von Worten eine solche Glättung von Unsicherheiten vorzunehmen. Im Gegenteil! Man sollte zumindest im akademischen Unterricht durch drastische Beispiele zeigen, daß auch gute Definitionen und viele allgemeingültige, höchst einleuchtende Lehrmeinungen, die überall nachgedruckt bzw. nachgesprochen werden, keineswegs immer Stich halten. So leisten z. B. die primitiven Epithelmuskelzellen vieler Coelenteraten Vorzügliches; es gibt zahllose erbliche Eigentümlichkeiten der Nasen-, Augen- und Mundgestalt der Menschen, ohne daß im mindesten auch nur daran zu denken wäre, daß hier Veränderungen der Umwelt hohe Mutationsraten verursacht hätten; eine nicht geringe Anzahl von Protozoen (zahlreiche Flagellaten, Amoebina usw.) vermehrt sich wahrscheinlich nie — zumindest ungemein selten — geschlechtlich, verzichtet also weitgehendst auf die meist so bedeutungsvolle Amphimixis usw.

[1] Professor Dr. Alfred Kaestner, München, Isabellastr. 20.

H. Stieve[1]:

Diskussionsbemerkung

Zu Vortrag Dr. Kummer:

Herr Kummer warf die Frage auf, warum beispielsweise die Ausbildung der Bauchschwielen beim Strauß genetisch fixiert wird, wo diese doch auch allein durch funktionelle Anpassung in vollkommener Weise ausgebildet werden könnten. Wenn man annimmt, daß genetisch bedingte und durch funktionelle Anpassung erworbene Bauchschwielen in der Funktion gleichwertig sind — wie dies Herr Kummer tut —, läßt sich vom Standpunkt der Selektionstheorie schwer eine Erklärung dafür geben. Eine Hypothese, für die ich jedoch im Augenblick keine Möglichkeit sehe, sie zu überprüfen, wäre die, daß es für einen Organismus in der Ontogenese sparsamer, das heißt weniger energieaufwendig ist, genetisch bestimmte Schwielen herzustellen, als solche durch funktionelle Anpassung aus einem genetisch nicht speziell dazu determinierten Gewebe zu bilden.

Daran schließt sich eine weitere Frage von Herrn Kummer an, wie die verbreitete Erscheinung selektionistisch zu erklären sei, daß z. B. bestimmte Keimbezirke Entwicklungspotenzen besitzen, die im Verlaufe der normalen Ontogenese niemals verwirklicht werden, deren prospektive Potenz also größer ist als ihre prospektive Bedeutung. Zwei Gedanken, die möglicherweise etwas mit der Erklärung dieser Erscheinung zu tun haben können, möchte ich erwähnen: Es ist denkbar, daß dies eine Eigenschaft ist, die die Voraussetzung ist oder die gekoppelt ist mit einer anderen Eigenschaft, die für den Organismus unter irgendeinem anderen Aspekt von Bedeutung ist, z. B. bei der Regeneration. Man könnte aber auch daran denken, daß die Konstruktion des Organismus ein Kompromiß ist zwischen den Forderungen der Lebensbedürfnisse und den konstruktiven Möglichkeiten der Art. So könnte es für eine Art von ihren besonderen Möglichkeiten her konstruktiv leichter sein, ein Element so auszubilden, daß es in mehreren Funktionsbereichen verwendbar ist, als ein einseitig spezialisiertes. In so einem Falle sollte in der Evolution die vielseitige Konstruktion bevorzugt werden, selbst wenn diese mehr leisten kann, als vom Organismus akut benötigt wird.

Zu Vortrag Professor Kosswig, Erwiderung an Dr. Anders:

Im Gegensatz zu Herrn Anders bin ich der Meinung, daß Heterosis einen echten Selektionsvorteil bedeuten kann. Die Umweltbedingungen sind ja in der Regel eine Funktion der Zeit, sie ändern sich z. B. mit der Jahreszeit. Durch Heterosis kann ein und derselbe Organismus leichter an verschiedene Außenbedingungen angepaßt sein als im homozygoten Zustand.

Zu Vortrag Dr. Osche:

In seinem Diagramm zeichnet Herr Osche den Verlauf der zunehmenden Anpassung einer Art an einen gegebenen Lebensraum im Laufe der Phylogenie. Dabei soll schließlich ein Gleichgewichtszustand erreicht werden, in dem

[1] Dr. Hennig Stieve, Zoologisches Staatsinstitut, Hamburg 13, Von-Melle-Park 10.

die Art den betreffenden Bedingungen maximal angepaßt ist. Von diesem Plateau aus kann dann gegebenenfalls die Eroberung eines neuen Lebensraumes erfolgen.

Ich glaube nicht, daß es sich hierbei um einen echten Gleichgewichtszustand maximaler Anpassung handelt. Es scheint mir vielmehr wahrscheinlicher zu sein, daß es sich um einen Zustand handelt, von dem aus phylogenetisch erfolgreiche Veränderungen nur noch sehr schwer und sehr langsam erfolgen können. Die Möglichkeiten einer Art für erfolgreiche Veränderungen sind nicht in jeder Richtung gleich wahrscheinlich. Bestimmte adaptative Veränderungen sind von einer Art leichter zu leisten und benötigen daher auch weniger Zeit als andere. Veränderungen in anderer Richtung können Zeiträume erfordern, die womöglich gar nicht zur Verfügung stehen. Wenn dieses Geschehen auch genetisch noch nicht überschaubar ist, so lassen sich doch schon Gesichtspunkte erwägen, die dabei von Bedeutung sind. Es gibt nicht jeweils nur einen genetischen Weg zu einem bestimmten Phänotypus. Durch Mutationen an verschiedenen Orten des Genoms können phänotypisch ähnliche Veränderungen verursacht werden. Dennoch kann allgemein gesagt werden: Die Mutationswahrscheinlichkeit kann für verschiedene Gene sehr unterschiedlich sein. Die Veränderung eines Phänotypus ist um so unwahrscheinlicher, je unwahrscheinlicher die dazu nötigen Mutationen sind. Ceteris paribus ist außerdem eine Veränderung des Phänotypus um so unwahrscheinlicher, je mehr einzelne Mutationsschritte dafür benötigt werden. Man sollte daher annehmen, daß bei einer Art im Verlaufe der Anpassung an einen bestimmten Biotop zunächst solche Veränderungen eintreten, die besonders leicht durchzuführen, das heißt besonders wahrscheinlich sind. Hierbei kann durch einen einmal eingeschlagenen Weg der Entwicklung der Art ein anderer Weg verbaut werden. So können z. B. die Ausgangsformen verdrängt werden, ein Rückweg wird wegen der vielen beteiligten Schritte sehr unwahrscheinlich. Der Anpassungsvorgang an den konstant angenommenen Biotop sollte sich im Verlaufe der Zeit immer mehr verlangsamen, er sollte aber in überschaubaren Zeiträumen — mit denen hier ja gerechnet wird — nicht abgeschlossen werden. Je schwieriger die Veränderungen sind, desto unwahrscheinlicher (und seltener) wird ihr Auftreten. Das erwähnte Plateau der Anpassung sollte demnach bedeuten, daß die von der Art leichter zu leistenden Anpassungen im wesentlichen abgeschlossen sind, nicht aber, daß die Art maximal angepaßt ist. Eine „maximale" Anpassung würde ja bedeuten, daß in einem konstanten Biotop die Evolution über kurz oder lang aufhören muß. Dies braucht aber keineswegs der Fall zu sein. Auch im konstanten Biotop kann eine Art durch Veränderungen neue Selektionsvorteile gewinnen. Das Auftreten solcher Veränderungen wird in langen Zeiträumen zunehmend unwahrscheinlich, jedoch nicht selbstverständlich unmöglich.

In diesem Zusammenhang scheint es mir wichtig, bei der Betrachtung der Einpassung einer Art in einen Biotop Adaptation und Spezialisation begrifflich voneinander zu trennen. Adaptation bedeutet, daß eine Art so ausgebildet ist, daß sie unter den gegebenen Bedingungen erfolgreich ist. Sie kann dabei auch Eigenschaften besitzen, die unter diesen Bedingungen belanglos sind. Je weniger solcher „nicht benötigten" Eigenschaften sie besitzt, desto stärker ist sie spezialisiert. Eine Art, die auf bestimmte Lebensbedingungen spezialisiert ist, ist damit auch

stets an diese adaptiert. Extreme Spezialisation bedeutet, daß die Art n u r unter den gegebenen Bedingungen erfolgreich ist. Daher wird Spezialisation in der Regel die Besiedelung neuer Biotope erschweren, während Adaptation dies nicht notwendigerweise zu tun braucht.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 2 78 36. — Veröffentlicht unter ZLN 5041 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.
Druck: Paul Dünnhaupt, Köthen (IV/5/1)

Zoologischer Anzeiger

Band 169 August 1962 Heft 3–4

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
(Direktor: Prof. Dr. Wolf Herre)

Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen[1]

Von

Udo Rempe[2]

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 1. Oktober 1961)

Moderne zoologische Systematik läßt sich gegenüber der älteren Auffassung von der Systematik durch eine geringere Bewertung von Einzelindividuen und Einzelmerkmalen kennzeichnen (vgl. Herre 1962). Viel stärker als früher steht in der modernen zoologischen Systematik die Tatsache im Vordergrund, daß das Einzelindividuum in überindividuellen Einheiten von der Population bis zur Art eingeordnet ist; damit rückt die Untersuchung von Kollektiven, d. h. Serien von Einzelindividuen, in den Vordergrund. Die einzelnen Mitglieder des Kollektivs oder auch Gruppen von Individuen können also erst bewertet werden, wenn man gewisse Kenntnisse über die überindividuellen Einheiten, über deren „Gestalt" (Meunier 1962) gewonnen hat, und wenn man ihre Stellung im Kollektiv bestimmen kann. Einzelmerkmale werden gleichfalls nicht mehr als starre Einheiten gewertet, sondern in einem gewissen Zusammenhang mit anderen Merkmalen gesehen. Man muß also das Zusammenspiel der einzelnen Teile des Körpers bei ihrer Entstehung, die funktionellen Anforderungen an die einzelnen Organe und die funktionalen Lagebeziehungen im Raum berücksichtigen. Die Bearbeitung von Merkmalskombinaten hat zur Kennzeichnung überindividueller Einheiten und zur Einordnung von Einzelindividuen in diese an Bedeutung gewonnen.

Je komplexer zoologisch-systematische Analysen werden, um so stärker ist man gezwungen, mit Zahlenwerten zu arbeiten. Um zwei Tiere zu unterscheiden, reicht es z. B. aus, anzugeben, daß das eine

[1] Für eine Reihe wertvoller Ratschläge möchte ich Herrn Prof. Dr. Frick, Frankfurt/M., und Herrn Dr. Weber, Kiel, danken. Vor allem sei aber auch Herrn cand. rer. nat. Stockhaus, Kiel, gedankt, der mir beim kritischen Überprüfen der Formeln half.

[2] Udo Rempe, Kiel, Institut für Haustierkunde, Neue Universität.

weiß, das andere schwarz ist, oder daß das eine größer als das andere ist. Dieser einfache zweiseitige Vergleich, in dem sich üblicherweise das menschliche Denken vollzieht, wird bei großen Serien praktisch unmöglich; es muß auf Zahlen und mathematische Hilfsmittel zurückgegriffen werden. Es wird notwendig, anzugeben, wieviele Tiere weiß und wieviele schwarz sind; die Häufigkeiten müssen festgestellt werden; der Anteil der einzelnen Farbtöne ist in einer Färbung zu bestimmen, und die Körpergrößen müssen gemessen werden.

In allen solchen Fällen ist vor allem zwischen kontinuierlichen und diskontinuierlichen Variablen zu unterscheiden. So kann man z. B. feststellen, in welcher Häufigkeit qualitative Merkmale, z. B. die einzelnen Blutgruppen, vorkommen, und es werden dann die Eigenschaften A, AB, B und O auf ihre Häufigkeit untersucht. Als Beispiel für quantitative Unterschiede sei die Zahl der Hautleisten auf den Fingerbeeren genannt; bei deren Feststellung ergeben sich ganzzahlige Werte. In diesen beiden ersten Fällen handelt es sich um diskontinuierliche Variabilität. Im Unterschied dazu ergibt die Messung, z. B. irgendwelcher Längen, die in einem gewissen Bereich alle möglichen Werte annehmen können, eine kontinuierliche Variabilität.

Qualitative Merkmale, aber auch diskontinuierlich quantitative Merkmale sind zur Bestimmung von Tieren besonders begehrt, da sie sich leicht feststellen lassen und auch gut einprägen. Die gebrochenen Zahlenwerte kontinuierlich variierender Größen geben dagegen viel eher die Möglichkeit, Voraussagen über Veränderungen im Lauf der Evolution und der Individualentwicklung zu machen; sie haben allerdings den Nachteil, daß sie weniger leicht zu bearbeiten sind. Da in der modernen Systematik Schlüsse auf unbekannte evolutive Vorgänge angestrebt werden, kommt gerade den quantitativen kontinuierlich variierenden Merkmalen eine besondere Bedeutung zu. Außerdem finden wir in der Ebene der Arten, Unterarten und Populationen häufig keine qualitativen Merkmale, die eine eindeutige Bestimmung zulassen, so daß wir bereits bei der Bestimmung auf kontinuierlich variierende Merkmale angewiesen sind. Ohne statistische Hilfsmittel wird man meist nicht auskommen; man benötigt die Mittelwerte und die Streuung um die Mittelwerte, sowie eine Aussage darüber, ob die Unterschiede vielleicht nur rein zufällig sind oder ob sie auch weitere Unterschiede bedingen oder mit anderen Merkmalen kombiniert auftreten. Die Veröffentlichung von Maßtabellen reicht nicht aus. Das Aufstellen von solchen Tabellen ist nur der erste Schritt statistischen Arbeitens, das „Übersetzen" von Merkmalen in Zahlenwerte; sie sind die Arbeitsgrundlage. Die Einzeldaten müssen anschließend zusammengefaßt werden, was durch das Berechnen von Parametern, d. h. Mittelwerten, Streuungen, Korrelationskoeffizienten, Regressionsgeraden, Allometriegeraden, Trennformeln usw. geschieht.

Der Anwendung der Statistik steht im starken Maße die Befürchtung vieler Zoologen entgegen, daß sie von Mathematik nicht genug verstehen; auch schrecken viele davor zurück, einmal in ein anderes Gebiet vorzudringen. Wer aber Meßergebnisse auswerten will und es wünscht, daß seine Arbeit ernst genommen wird, der kommt ebensowenig um Statistik herum, wie der Stoffwechselphysiologe um die Chemie. Die statistischen Methoden sind nun einmal bei vielen Fragen ein unentbehrliches Handwerkszeug, und wer aus Zeitgründen ihre Anwendung ablehnt, der macht nichts anderes als der Histologe, der auf das Fixieren, Färben und Schneiden seiner Präparate verzichtet. Man kann sich auch eine Menge von Arbeit und damit Zeit sparen, wenn man die Rechnungen, also das Summieren, Quadrieren usw. technischem Personal überträgt, bzw. Gebrauch von Tischrechenautomaten macht (Bedienungsanweisung u. a. auch bei Linder 1960). Das beste aber ist es wohl, wenn man sich bereits heute mit der Programmierung elektronischer Rechenmaschinen vertraut macht, so daß man nur die Programmierung der Maschinen und die einmalige Übertragung der Einzeldaten auf Lochstreifen oder Magnetonbänder vorzunehmen hat; dann spielt der Zeitfaktor keine wesentliche Rolle mehr.

Zur Einarbeitung in statistische Methoden können die deutschsprachigen Lehrbücher von Linder 1960 und Weber 1957 und 1961 benutzt werden. Der Anthropologe findet auch eine Zusammenstellung vieler wichtiger Methoden bei Martin-Saller 1957. Durch große Klarheit zeichnet sich auch Simpson-Roe-Lewontin 1960 aus, worin man auch ausschließlich zoologische Beispiele findet. (Auf größere Ableitungen wurde dort verzichtet, was dem Nichtmathematiker eine schnellere Orientierung ermöglicht.) (S. a. Snedecor 1961, Goulden 1960).

In dieser Arbeit sollen vor allem kurz die wichtigsten Methoden für univariate Analysen zusammengefaßt werden, d. h. für Untersuchungen, die sich nur mit einem variierenden Merkmal befassen, sodann die wichtigsten Methoden der Regressionsrechnung bei di- oder bivariaten Analysen [d. h. Untersuchungen an zwei (di) Variaten (= variierenden Größen oder Variablen)]. Schließlich sollen Methoden für bivariate allometrische Untersuchungen angegeben werden. Da diese Methoden teilweise neu entwickelt wurden, folgen ihre Ableitungen. Weiterhin werden die neu entwickelten Prüfverfahren und ihre Ableitungen angeführt. Ihre Kenntnis und Anwendung ist sehr wichtig, da nur so die Aussagekraft der erhaltenen Ergebnisse abgeschätzt werden kann.

An dieser Stelle sei aber betont, daß eine gründliche Kenntnis auch der anderen statistischen Methoden für den Systematiker sehr wichtig ist. Das sei nur für eine Analyse einfacher qualitativer Daten gezeigt. Hat man z. B. festgestellt, daß allen Tieren eines Kollektivs das Merkmal a fehlt, während es bei einem anderen Kollektiv vorhanden ist, so können wir für das erste Kollektiv nur mit 95% Wahrscheinlichkeit sagen, daß das Merkmal bei p% aller Individuen fehlt, wenn wir N Individuen dieses Kollektivs untersucht haben.

N	1	2	3	4	5	6
p	0,5%	9,5%	23,9%	36,5%	46,4%	51,1%

N	7	8	9	10	
p	59,6%	64,2%	67,9%	70,9%	...

Das heißt aber, daß wir erst bei 9 Individuen mit einiger Sicherheit sagen können, daß zwei Dritteln der Individuen des Gesamtkollektivs das Merkmal a fehlt. Setzen wir für eine Unterart voraus, daß $^2/_3$ der Individuen von einer anderen Unterart verschieden sein müssen, so würde unser Ergebis auch erst zur Unterartbeschreibung genügen, wenn wir mit 100% Wahrscheinlichkeit wüßten, daß alle Individuen der anderen Gruppe das Merkmal. haben und die 9 Individuen der ersten Gruppe nicht aus der gleichen Herde stammen, also vielleicht Geschwister sind.

Kontinuierliche quantitative Merkmale

Univariate Analysen

Bei biometrischen Untersuchungen geht man so vor, daß man an Individuen irgendeiner Form Maße nimmt, z. B. die Körperhöhe bei einer Reihe von erwachsenen Norddeutschen. Die einzelne untersuchte Person, in unserem Falle oder allgemeiner das Individuum, ist dann ein Teil des untersuchten Kollektivs, das seinerseits eine Stichprobe aus der Grundgesamtheit ist, in unserem Beispiel also der norddeutschen Bevölkerung. Man kann nun diese Meßwerte statistisch auswerten, indem man das arithmetische Mittel, bzw. das geometrische Mittel, die Streuung um den Mittelwert, bzw. die Streuung der logarithmierten Einzelwerte um das logarithmierte geometrische Mittel berechnet. Man kann auch die Körpergröße verschiedener Menschengruppen vergleichen und somit vielleicht Unterschiede feststellen, diese sichern usw. Solche Untersuchungen, bei denen also nur ein quantitatives Merkmal verglichen wird, nennt man, wie bereits angeführt, univariate Analysen.

Graphische Darstellungen der Häufigkeitsverteilung schaffen einen guten Überblick über die Streuung um den Mittelwert. Die normalen Werte kann man leicht auf Millimeterpapier auftragen. Werden logarithmierte Werte benötigt, so kann man beim Zeichnen der Häufigkeitsverteilung das Aufschlagen der Logarithmen der Einzelwerte vermeiden, wenn man zuvor die Skala logarithmisch teilt, bzw. das käufliche einfach logarithmisch geteiltes Netzpapier verwendet. Die Häufigkeitsverteilungen bezeichnet man als Häufigkeitspolygone. Um sie zu erhalten, trägt man auf der x-Achse die einzelnen Meßwerte auf, in Richtung der y-Achse die Häufigkeit dieser Werte. Da man aber nur selten mehrere gleich große Werte erhält, bekommt man auf diese Art nur eine Reihe von Punkten. Man teilt daher die Grundgesamtheit in Klassen ein. Man schafft also z. B. eine Klasse die die Meßwerte 4—5 enthält, eine weitere mit den Meßwerten 5—6, außerdem Klassen mit den Grenzen 6—7, 7—8 usw. Man stellt dann vielleicht fest, daß die erste Klasse 4%, die zweite 7%, die dritte 10%, die vierte 11% usw. der Gesamtzahl aller Individuen enthält. Man kann dann Säulen über den Klassengrenzen errichten, z. B. trägt man über dem Bereich $x = 4$ bis $x = 5$ den Wert $y = 4$ auf, für die x-Werte 5—6, also den y-Wert 7, und entsprechend für $x = 6$ bis $x = 7$ den y-Wert 10 auf. So fährt man mit allen Klassen fort. Ebenfalls recht nützlich sind die Summenkurven. Man trägt in Richtung der x-Achse die gemessenen Einzelwerte auf und ordnet x_1 den y-Wert (1—0,5), x_2 den y-Wert (2—0,5), ..., x_i den y-Wert $(i - 0{,}5)$, ..., x_N den y-Wert $(N - 0{,}5)$ zu. Dabei gelte $x_{(i-1)} < x_i < x_{(i-1)}$. Die Summenprozentkurve erhalten wir, wenn wir x_i den y-Wert $[(i - 0{,}5) \cdot 100/N]\%$ zuordnen. Die Einzelpunkte werden durch Strecken verbunden. Mit Hilfe der Summen- oder Summenprozentkurven lassen sich mit der Methode der gleitenden Klasse auch Häufigkeitsverteilungen zeichnen. Hat die gefundene Summenkurve die Form $y = f(x)$, so lassen sich bei einer Klassenbreite von k (z. B.: 3; 2; 1,5) durch Parallelverschiebung folgende Kurven bestimmen: $y_a = f(x + k \cdot 0{,}5)$ und $y_u = f(x - k \cdot 0{,}5)$. Die Häufigkeit der Einzelwerte x_i läßt sich dann als $y_h = y_o - y_u$ bestimmen. [Exakter wäre es mittels nichtlinearer Regression (s. Lehrbücher) den Einzelwerten x_i, $y_i = (i - 0{,}5)$ eine

Kurve anzupassen. Die Ableitung y' würde uns dann eine Häufigkeitskurve liefern.] Da die Häufigkeitsverteilungen meist mehr oder weniger gut durch die Normalverteilung angenähert werden, ist zu prüfen, ob eine Normalverteilung vorliegt. Das geschieht am einfachsten, indem man eine Summenprozentkurve im Wahrscheinlichkeitsnetz zeichnet. Das dazu benötigte Wahrscheinlichkeitspapier ist käuflich (z. B. Nr. 298 1/2 A3, Schleicher & Schüll, Einbeck, Hann.)

Läßt die Verteilung der einzelnen Punkte im Wahrscheinlichkeitsnetz eine zufällige Streuung um eine Gerade vermuten, so kann eine Normalverteilung angenommen werden. Es ist dann die Charakterisierung der Verteilung durch Mittelwert und Streuung ausreichend. Andernfalls sollte man das Häufigkeitspolygon mit veröffentlichen oder zumindest auf die Mehrgipfeligkeit der Verteilung, Asymmetrie usw. hinweisen.

Normale Verteilungen sind also hinreichend durch Mittelwert und Streuung charakterisiert. Um diese zu berechnen, werden benötigt:

1. die Summe der Einzelwerte,
2. die Summe der logarithmierten Einzelwerte,
3. die Summe der Quadrate der Abweichungen der Einzelwerte vom arithmetischen Mittel dieser Einzelwerte,
4. die Summe der Quadrate der Abweichungen der logarithmierten Einzelwerte vom logarithmierten geometrischen Mittel, d. h. dem arithmetischen Mittel der logarithmierten Einzelwerte.

Um die Berechnungsformeln anzugeben, müssen wir einige Symbole festlegen. Es bedeutet: $\sum$ vor einem Ausdruck, daß die angeführten Werte zu addieren sind. Hat man also eine Reihe von Meßwerten und bezeichnet diese mit x, so ist x_1 der erste, x_2 der zweite, x_3 der dritte Meßwert, x_i der i-te Meßwert. Hat man N Individuen vermessen, so ist also x_N der letzte Meßwert. Es bedeutet dann $\sum_{i=1}^{N} x_i$, daß man die Meßwerte x_1 bis x_N zu addieren hat. Dividiert man diesen Wert durch die Anzahl N der x_i-Werte, so erhält man das arithmetische Mittel, das man mit dem Symbol $\bar{x}$ bezeichnet. Es ist also

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^{N} x_i}{N} \quad \text{das arithmetische Mittel.} \tag{1}$$

Nimmt man nicht die Einzelwerte, sondern die logarithmierten Einzelwerte, also $\log x_i$, so erhält man nach Division durch N das arithmetische Mittel der logarithmierten Einzelwerte. Entlogarithmiert man diesen Wert, so erhält man das geometrische Mittel $G = \text{antilog}\ \overline{\log x}$.

$$\overline{\log x} = \frac{\sum_{i=1}^{N} \log x_i}{N} = \log G = \log \left(\sqrt[N]{x_1 \cdot x_2 \cdot x_3 \cdot \ldots \cdot x_N} \right). \tag{2}$$

Zur Beurteilung der Einzelwerte hat der Mittelwert eine große Bedeutung. Der Mittelwert wird als Bezugssystem, also als 1. Vergleichsbasis oder die Norm gewählt. (Bei vielen Fragestellungen kann man allerdings auch Median, Dichtemittel usw. benutzen. S. Statistische Lehrbücher.) Man kann nun den Unterschied des Einzelwertes gegenüber dem arithmetischen Mittel so ausdrücken, daß man vom Einzelwert den Mittelwert subtrahiert. Man bildet also

$$x_i - \bar{x}. \tag{3}$$

Man kann auch untersuchen, wieviel mal größer oder kleiner der einzelne Wert ist. Hierzu berechnet man

$$\frac{x_i}{G}. \tag{4}$$

Dies entspricht im logarithmierten System der Errechnung von

$$\log x_i - \log G = \log x_i - \overline{\log x}. \tag{4a}$$

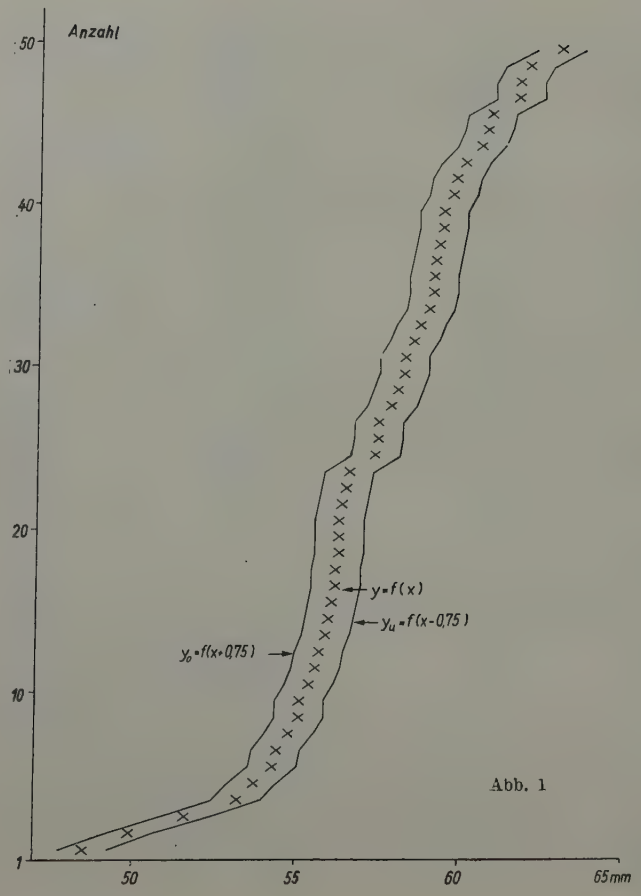


Abb. 1

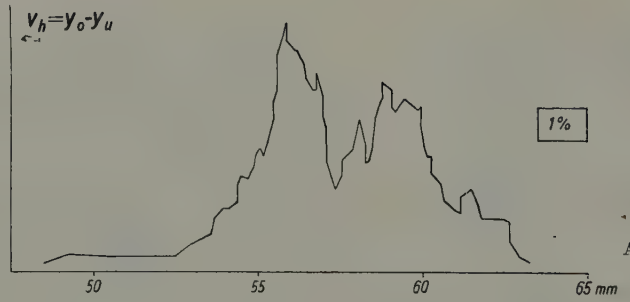


Abb. 2

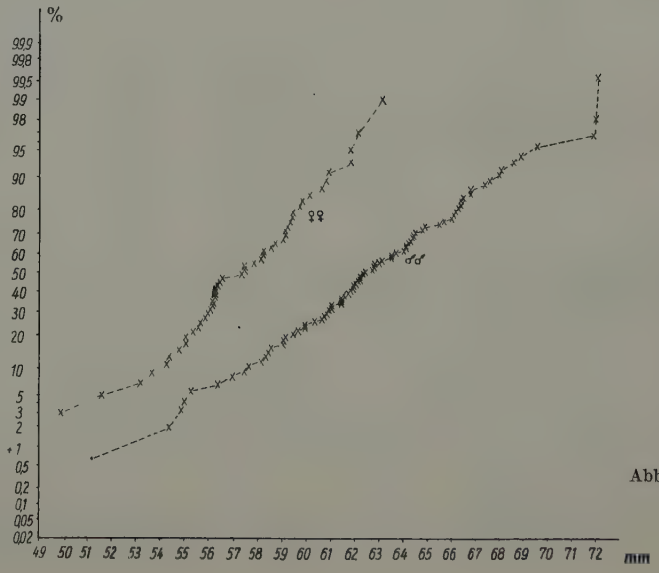


Abb. 3

Die Entlogarithmierung dieses Wertes gibt also auch einen Wert, der zeigt, um das Wievielfache ein Wert größer oder kleiner als das geometrische Mittel ist.

Bezeichnen wir die mittlere quadratische Abweichung mit s_x, so erhalten wir ihr Quadrat als

$$s_x^2 = \frac{\sum_{i=1}^{N} (x_i - \bar{x})^2}{N-1} = \frac{\sum_{i=1}^{N} x_i^2 - \frac{\left[\sum_{i=1}^{N} x_i\right]^2}{N}}{N-1} = \frac{N \cdot \sum_{i=1}^{N} x_i^2 - \left[\sum_{i=1}^{N} x_i\right]^2}{N(N-1)} \tag{5}$$

Zieht man aus diesem Wert die Wurzel, so erhält man also s_x, eines der wichtigsten Streuungsmaße. Dieser Wert gibt bei der normalen Häufigkeitsverteilung an, wie weit die Wendepunkte der Häufigkeitskurve vom Mittelwert entfernt sind.

Auch aus den logarithmierten Werten kann man die Standardabweichung berechnen. Die entlogarithmierten Werte geben dann an, um das Wievielfache die Werte am Wendepunkt der Verteilung der logarithmierten Werte größer oder kleiner als das geometrische Mittel sind (vgl. (4)). (Diese Berechnung ist angebrachter und logischer als die Ermittlung eines Variabilitätskoeffizienten, vor allem in den Fällen, in denen die logarithmierten Werte normal verteilt sind.) Man berechnet also

$$\frac{N \cdot \sum_{i=1}^{N} (\log x_i)^2 - \left[\sum_{i=1}^{N} \log x_i\right]^2}{N(N-1)}. \tag{6}$$

Auch bei nicht normalen Verteilungen werden die Standardabweichungen, wie man die mittlere quadratische Abweichung auch bezeichnet, meist angegeben.

Die erhaltenen Werte für $\bar{x}$ und s_x sind Schätzwerte des tatsächlichen Mittelwertes μ und der tatsächlichen Standardabweichung σ_x der Grundgesamtheit. Nehmen wir aus dieser Grundgesamtheit Stichproben, so weichen die aus diesen Stichproben bestimmten Mittelwerte vom tatsächlichen Mittelwert ab.

Würden wir z. B. in der norddeutschen Bevölkerung sehr oft bei N Personen, deren Auswahl rein zufällig vorgenommen wurde, die Körpergröße messen, so würden wir für jede Stichprobe des Umfanges N einen Mittelwert erhalten. Aus den so erhaltenen Mittelwerten läßt sich dann eine Häufigkeitsverteilung bestimmen. Diese Häufigkeitsverteilung wurde von „Student“* rechnerisch abgeleitet, sie ist abhängig von der von ihm benannten t-Verteilung. Diese Verteilung ist abhängig von dem Umfang N der Stichprobe. Es liegen die Schätzwerte $\bar{x}$ um den tatsächlichen Wert μ symmetrisch verteilt. Man kann nun sagen, daß, wenn die einzelnen Schätzwerte mit bestimmbaren Wahrscheinlichkeiten um μ verteilt sind, der tatsächliche Wert μ entsprechend weit von einem einzelnen Schätzwert entfernt ist. Hat man nur einen Schätzwert, so gibt die t-Verteilung also an, mit welcher Wahrscheinlichkeit dieser oder jener Wert als tatsächlicher Mittelwert in Frage kommt. Nahe beim Schätzwert liegende Werte sind wahrscheinlicher als entferntere. In den sogenannten t-Tabellen der statistischen Lehrbücher findet man dann t-Werte verzeichnet,

Abb. 1. Summenkurve $y = f(x)$ der Condylobasallänge von 50 ♀♀ Mustela putorius furo. Durch Parallelverschiebung entstanden $y_o = f(x + 0{,}75)$ und $y_u = f(x - 0{,}75)$

Abb. 2. Häufigkeitsverteilung mit zwei deutlichen Gipfeln. Methode der gleitenden Klasse. Daten wie in Abb. 1

Abb. 3. Summenprozentkurve der Condylobasallänge von 50 ♀♀ und 80 ♂♂ Mustela putorius furo im Wahrscheinlichkeitsnetz

* Pseudonym von W. S. Gosset

zwischen denen 95% aller theoretisch möglichen Mittelwerte der Grundgesamtheit liegen, auch t-Werte, zwischen denen 99% oder 99,9% usw. liegen. Auf diese Art kann man dann Werte berechnen, außerhalb derer mit der angegebenen Wahrscheinlichkeit der tatsächliche Wert nicht liegen kann.

Für den Mittelwert μ erhält man die Grenzen zwischen denen p Prozent aller Werte liegen, wenn man in folgende Formel, die dem Umfang N und der Sicherheitsschwelle p entsprechenden positiven und negativen t-Werte aus der t-Tabelle einsetzt.

$$\mu = \bar{x} + \frac{t \cdot s_x}{\sqrt{N}}. \tag{7}$$

Die Vertrauensgrenzen für die Standardabweichung erhält man nach der Formel:

$$\sigma_x = \sqrt{\frac{N \cdot \sum_{i=1}^{N} x_i^2 - \left[\sum_{i=1}^{N} x_i\right]^2}{\chi^2 \cdot N(N-1)}}. \tag{8}$$

Dabei ist die Verteilung von χ^2 ebenfalls in den statistischen Lehrbüchern verzeichnet. Sie wurde von Karl Pearson entwickelt. Im allgemeinen bestimmt man die 95%-Vertrauensgrenzen, bei denen man bei je 20 verschiedenen Stichproben durchschnittlich einmal damit zu rechnen hat, daß der Wert der Grundgesamtheit noch außerhalb der bestimmten Grenzen liegt.

Um den Unterschied der Mittelwerte zweier Stichproben zu prüfen, benutzt man folgende Formel

$$t = (\bar{x}' - \bar{x}'') \sqrt{\frac{N' \cdot N''(N' + N'' - 2)}{(N' + N'')(S'_{xx} + S''_{xx})}} \tag{9}$$

darin bedeuten $\bar{x}'$ Mittelwert der ersten, $\bar{x}''$ Mittelwert der zweiten Stichprobe, N' Umfang der ersten, N'' Umfang der zweiten Stichprobe, S'_{xx} Summe der Quadrate der Abweichungen der Einzelwerte vom arithmetischen Mittel in der ersten Stichprobe, S''_{xx} Summe der Quadrate der Abweichungen der Einzelwerte der zweiten Stichprobe vom arithmetischen Mittel der zweiten Stichprobe. Es ist also allgemein S_{xx} ein Symbol für

$$\frac{N \cdot \sum_{i=1}^{N} x_i^2 - \left[\sum_{i=1}^{N} x_i\right]^2}{N}$$

t hat man mit $n = N' + N'' - 2$ Freiheitsgraden der t-Tabelle zu entnehmen. Ist der so zu einer bestimmten Signifikanzschwelle (z. B. 95%) ermittelte Wert kleiner als der errechnete Wert, so ist der Unterschied in den Mittelwerten mit den angegebenen Wahrscheinlichkeit (z. B. 95%) gesichert.

Divariate Analysen

Mit divariaten Analysen kann man dagegen weit bessere Ergebnisse als mit univariaten Untersuchungen erzielen. Die divariaten Analysen gestatten es, zwei variierende Merkmale zu vergleichen. (Das Wort Variat ist die Bezeichnung für variierendes Merkmal, die Silbe „di-" bedeutet zwei.) Würde man z. B. bei einer Population von Negern und Weißen die Körpergröße und die Beinlänge bestimmen, so würden die Maße stark variieren und eine Trennung wäre nach den Meßwerten beim bloßen Vergleich der Körpergröße vielleicht gar nicht, nach der Beinlänge nur in wenigen Fällen möglich (Neger haben relativ weit längere Beine als Europäer). Würde man aber z. B. die Körpergröße in Richtung der x-Achse, die Beinlänge in Richtung der y-Achse auftragen, so würde man besser zu trennende Punkthaufen erhalten. Würde man ein weiteres Merkmal in Richtung der z-Achse auftragen, so wären noch bessere Trennungen möglich. Man unternähme eine trivariate („tri-" = 3) Analyse. Es ist grundsätzlich auch noch vorstellbar, daß man einen vierten Variat v einbezieht, wenn man sich vorstellt, daß in der ersten Sekunde die Ver-

teilung der zu $v_i = 1$ gehörenden Punkte $P_{i1}(x_i; y_i; z_i)$ im Raume sichtbar ist, kurz darauf die Verteilung aller der Punkte, die zu $v_i = 1{,}1$ gehören, usw. Rechnerisch ist es sogar möglich, beliebig viele Variable zu berücksichtigen. Von all diesen multivariaten (die Silbe „multi-" bedeutet viel) Analysen sind die divariaten besonders wichtig, da sie leicht graphisch darstellbar sind und auch für den weniger in der Statistik geübten Zoologen verständlich sind. Theoretisch sind zwar die multivariaten Analysen vorzuziehen, und mit etwas Geschick können auch sie verständlich gemacht werden. Wir wollen uns hier aber zunächst mit den divariaten Untersuchungsmethoden beschäftigen.

Berücksichtigt man zwei meßbare Merkmale, so erhält man für jedes Individuum Wertepaare oder Kombinate, die meist nicht unabhängig voneinander sind, sondern in einer bestimmten Abhängigkeit zueinander stehen. Bezeichnet man das eine variierende Merkmal mit y, das andere mit x, so hat man also Kombinate von x und y. Bei funktionalen Zusammenhängen entspricht jedem x-Wert ein y-Wert oder auch mehrere festgelegte y-Werte, die durch eine mathematische Funktion dargestellt werden. Bei korrelativen Abhängigkeiten streuen die einzelnen y-Werte, die zu einem x-Wert gehören, um irgendeine derartige Kurve; entsprechendes gilt auch für die zu einem y-Wert gehörenden x-Werte. Die Bestimmung der zu jedem x-Wert gehörigen Mittelwerte von y führt bei ausreichendem Material (theoretischer Umfang: $N = \infty$) zu einer Regressionslinie von y auf x. Diese Linie gibt dann die Möglichkeit, die wahrscheinlichsten Werte von y zu bestimmen, wenn nur x bekannt ist und ein einheitlicher Kurvenzug vorliegt. Mit derartigen Fragestellungen hat man es z. B. bei Rekonstruktionen zu tun. Man kann auch fragen, welche Werte von x bei bekanntem Wert von y zu erwarten sind. Dies wird durch eine andere Linie, die Regressionslinie von x auf y, dargestellt. Die Bestimmung der zu einem bestimmten x-Wert gehörigen Mittelwerte von y aus den vorhandenen zu diesem x-Wert gehörigen Meßwerten von y ist aber nicht immer möglich und meist zu ungenau. Man benötigt andere Methoden. Häufig kann man im verwirklichten Bereich die Regressionslinie durch eine Gerade annähern. Gelingt das nicht, so erreicht man es doch meist mit den logarithmierten Einzelwerten. Es seien hier nur die Berechnungsformeln für Regressionsgeraden angegeben und die wichtigsten Prüfverfahren, wie die Vertrauensgrenzen für den Anstieg, die Prüfung auf Linearität (Geradlinigkeit) und die Prüfung der Unterschiede im Anstieg zweier Regressionsgeraden.

Bei divariaten Analysen benötigt man folgende Größen:

1. Den Umfang des Kollektivs N, d. h. die Anzahl der untersuchten Individuen, bei denen x_i, y_i meßbar waren.

2. $$\sum_{i=1}^{N} x_i \tag{10}$$

und

$$\sum_{i=1}^{N} y_i \tag{11}$$

d. h. die Summen der Einzelwerte der beiden Variate x und y.

3. Die Summen der Quadrate der Abweichungen der Einzelwerte von ihrem Mittelwert

$$S_{xx} = \sum_{i=1}^{N} x_i^2 - \frac{\left[\sum_{i=1}^{N} x_i\right]^2}{N} = \frac{N \sum_{i=1}^{N} x_i^2 - \left[\sum_{i=1}^{N} x_i\right]^2}{N}, \tag{12}$$

$$S_{yy} = \sum_{i=1}^{N} y_i^2 - \frac{\left[\sum_{i=1}^{N} y_i\right]^2}{N} = \frac{N \sum_{i=1}^{N} y_i^2 - \left[\sum_{i=1}^{N} y_i\right]^2}{N}. \tag{13}$$

4. Die Summe der Produkte der Abweichungen der Einzelwerte y_i und x_i von ihrem Mittelwerten $\bar{y}$ und $\bar{x}$

$$S_{xy} = \sum_{i=1}^{N} y_i x_i - \frac{\sum_{i=1}^{N} y_i \sum_{i=1}^{N} x_i}{N} = \frac{N \sum_{i=1}^{N} y_i x_i - \sum_{i=1}^{N} y_i \sum_{i=1}^{N} x_i}{N} \tag{14}$$

Diese Werte sollten immer angegeben werden, da sie die Möglichkeit geben, daß andere Bearbeiter Parameter errechnen, die vielleicht für die eigene Untersuchung bedeutungslos sind. Zusätzlich sollten die entsprechenden Summen von den logarithmierten Einzelwerten gebildet werden.

Als erstes versuchen wir bei divariaten Analysen festzustellen, ob die beiden Merkmale voneinander abhängen. Wir bestimmen die Korrelation durch Errechnung des Korrelationskoeffizienten r

$$r = \frac{S_{xy}}{\sqrt{S_{xx} S_{yy}}}. \tag{15}$$

Ist S_{xy} positiv, so wird r positiv, ist S_{xy} negativ, so wird r negativ. Ist $r = 1$, so entspricht jedem x-Wert ein y-Wert auf einer Geraden mit positivem Anstieg, d. h. nimmt x zu, so nimmt auch y zu, ist $r = (-1)$, so hat die Gerade negativen Anstieg, d. h. bei der Zunahne von x nimmt y ab. Ist $r = 0$ und ist es möglich, den linearen Zusammenhang zu sichern [siehe u. (18)], so heißt das, daß bei einer Zunahme von x sich y gar nicht ändert oder daß bei einer Zunahme von x bei einem Teil der Individuen y mehr oder weniger zunimmt, bei einem anderen Teil dagegen mehr oder weniger abnimmt, im Durchschnitt aber keine Änderung von y auftritt. Die wichtige Prüfung des Korrelationskoeffizienten gibt uns Auskunft darüber, ob die beiden Merkmale tatsächlich korreliert sind. Dazu können wir den Wert von r quadrieren und bei Linder die Tabelle V aufschlagen, die Freiheitsgrade mit n = (N − 2) berechnen und nachsehen, ob r^2 größer oder kleiner als der unter $p = 1$ beim zugehörigen Wert n zu findende Wert B ist. Ist r^2 größer, so weicht r signifikant von 0 ab, der Zusammenhang ist mit einer am Kopf der Tafel angegebenen Wahrscheinlichkeit gesichert. Ist r^2 kleiner, so ist der Zusammenhang nicht hinreichend gesichert; auch die Berechnung von Regressionsgeraden, Haupt- und reduzierten Hauptsachen ist dann sinnlos.

Ist die Korrelation dagegen gesichert worden, so können wir unter der Annahme der Geradlinigkeit die Regressionsgerade von y auf x berechnen. Diese hat die Formel:

$$y = \frac{S_{yx} + \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}}{S_{xx}} (x - \bar{x}) + \bar{y}. \tag{16}$$

Den wahrscheinlichsten und damit den besten Schätzwert erhalten wir bei $t = 0$, also bekommen wir

$$y = \frac{S_{yx}}{S_{xx}} (x - \bar{x}) + \bar{y}. \tag{17}$$

Setzt man für t den Wert $t_{0,05}$ aus der t-Tabelle „*Students*" ein, so erhält man die 95%-Vertrauensgrenzen für den Anstieg der Regressionsgeraden,.

Zunächst muß dann aber geprüft werden, ob man lineare Abhängigkeiten annehmen durfte. Dafür gibt es ebenfalls eine Formel. Wir nehmen dabei an, daß die Größen x in M Klassen eingeteilt seien, mit den Klassenmitten $X_j (j = 1 \text{ bis } M)$. Die Anzahl der Werte in der j-ten Klasse bezeichnen wir wie LINDER mit N_j. Wir haben also in der j-ten Klasse N_j einzelne y-Werte, nämlich die Werte y_{jk} $(k = 1 \text{ bis } N_j)$. Weiterhin sei

N = Gesamtzahl der beobachteten Wertepaare,
Y_j = Mittelwert der y-Werte der Teilstrecke der Regressionsgeraden in der j-ten Klasse.
$\bar{y}_j$ = arithmetisches Mittel der y-Werte in der j-ten Klasse.

Die Formel zur Prüfung auf Linearität lautet dann:

$$F = \frac{\sum_{j=1}^{M} N_j (\bar{y}_j - Y_j)^2}{\sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} (y_{jk} - \bar{y}_j)^2} \cdot \frac{N - M}{M - 2}. \tag{18}$$

Dabei kann man die F-Werte, die errechnet werden, mit F-Werten vergleichen, die man den F-Tabellen der Lehrbücher mit $n_1 = (M - 2)$, $n_2 = (N - M)$ Freiheitsgeraden entnehmen kann. Solange die errechneten Werte unterhalb der tabellierten Werte bleiben, kann die Regression als linear betrachtet werden.

Eine weitere wesentliche Prüfmethode ist die Prüfung des Unterschiedes zweier Regressionskoeffizienten. Bezeichnen wir Werte aus der ersten Stichprobe durch Hinzusetzen des Zeichens' Werte aus der zweiten Stichprobe durch Hinzusetzen des Zeichens '', so können wir den Unterschied in den Steigungen mit dem t-Test mit $(N' + N'' - 4)$ Freiheitsgeraden prüfen. Und zwar haben wir die Formel:

$$t = \frac{\left(\frac{S'_{xy}}{S'_{xx}} - \frac{S''_{xy}}{S''_{xx}}\right) \sqrt{\frac{S'_{xx} S''_{xx}}{S'_{xx} + S''_{xx}}}}{\sqrt{\frac{S'_{yy} + S''_{yy} - \frac{S'^2_{xy}}{S'_{xx}} - \frac{S''^2_{xy}}{S''_{xx}}}{N' + N'' - 4}}} \tag{19}$$

Bleibt das errechnete t unter den tabellierten t-Werten, so ist der Unterschied nicht gesichert. Ist das errechnete t größer, so ist der Unterschied mit der in der Tabelle angegebenen Wahrscheinlichkeit gesichert.

Eine weitere Formel gestattet die Prüfung der Unterschiede der Anstiege mehrerer Regressionsgeraden. Nehmen wir an, wir hätten M-Gruppen einer Tierform, es seien in der j-ten Gruppe N_j Individuen mit den Wertepaaren (x_{jk}, y_{jk}) mit $k = 1, 2, 3, \ldots, N_j$, so berechnen wir zunächst für jede Gruppe

$$S_{xx;j} = \frac{N_j \sum_{k=1}^{N_j} x_{jk}^2 - \left[\sum_{k=1}^{N_j} x_{jk}\right]^2}{N_j} \tag{19,1}$$

$$S_{yy;j} = \frac{N_j \sum_{k=1}^{N_j} y_{jk} - \left[\sum_{k=1}^{N_j} y_{jk}\right]^2}{N_j} \tag{19,2}$$

$$S_{xy;j} = \frac{N_j \sum_{k=1}^{N_j} x_{jk} y_{jk} - \sum_{k=1}^{N_j} x_{jk} \sum_{k=1}^{N_j} y_{jk}}{N_j} \tag{19,3}$$

Weiterhin müssen die entsprechenden Summen für alle Gruppen addiert werden, so daß man die Summen der Abweichungsquadrate und der Abweichungsprodukte innerhalb der Gruppen bekommt

$$S_{xx;in} = \sum_{j=1}^{M} S_{xx;j}, \quad (19,4) \qquad S_{yy;in} = \sum_{j=1}^{M} S_{yy;j}, \quad (19,5)$$

$$S_{xy;in} = \sum_{j=1}^{M} S_{xy;j} \quad (19,6)$$

Die Anzahl sämtlicher Individuen beträgt

$$N_{in} = \sum_{j=1}^{M} N_j \quad (19,7)$$

Für jede einzelne Gruppe, bzw. die Gesamtheit der Gruppen erhält man

$$\operatorname{tg} \alpha_j = \frac{S_{xy;j}}{S_{xx;j}}, \quad (19,8) \qquad \text{bzw. } \operatorname{tg} \alpha_{in} = \frac{S_{xy;in}}{S_{xx;in}}. \quad (19,9)$$

Es folgt die Errechnung von

$$F = \frac{\sum_{j=1}^{M} S_{xx;j} (\operatorname{tg} \alpha_j - \operatorname{tg} \alpha_{in})^2}{\sum_{j=1}^{M} \left(S_{yy;j} - \frac{S_{xy;j}^2}{S_{xx;j}} \right)} \cdot \frac{N - 2M}{M - 1}. \quad (19,10)$$

Bleibt das errechnete F unter einem Wert der Tabellen mit $n_1 = (M - 1)$, $n_2 = (N - 2M)$ Freiheitsgraden, so können alle Steigungen als gleichartig angesehen werden, sonst weicht zumindest ein $\operatorname{tg} \alpha_j$ signifikant von $\operatorname{tg} \alpha_{in}$ ab.

Zusammenfassung der Formeln für allometrische Untersuchungen

Es werden jetzt einige Methoden zur Berechnung von Allometriegeraden angegeben. Die Ableitungen sind in späteren Abschnitten enthalten. Außerdem werden für länger bekannte Rechenverfahren Vertrauensgrenzen entwickelt. Die Fragen, mit denen sich die Allometrieforschung befaßt, wurden besonders deutlich von Röhrs (1961) dargestellt. Es handelt sich grundsätzlich darum, zu klären, wie sich die Proportionen bei Größenzu- oder -abnahme im Laufe der Evolution usw. ändern. Aus der Arbeit von Röhrs wird auch hinreichend klar, daß einfache Indices meist nicht ausreichen, um diese Fragen zu klären. Die Brauchbarkeit eines Index muß vielmehr erst durch die komplizierteren Vergleiche zweier variierender Größen bewiesen werden.

Wichtigstes Hilfsmittel beim Vergleich zweier variierender Größen ist die graphische Darstellung, auf die bereits bei der Regressionsrechnung hingewiesen wurde. Man trägt in einem rechtwinkligen Koordinatensystem die Meßwerte oder die logarithmierten Meßwerte der einen variierenden Größe in Richtung der x-Achse ab, und zeichnet jeweils den zugehörigen Wert des anderen Variaten (variierende Größe) über dem ge-

fundenen x-Wert in Richtung der y-Achse ein. Die Punktdichte gibt uns dann gleichzeitig die Möglichkeit, die Häufigkeit der verschiedenen Merkmalskombinate festzustellen.

Es gibt z. B. bei Hunden bei gleicher Größe kurzschnäuzige und langschnäuzige Tiere. Die Frage lautet nun, was wird aus langschnäuzigen Hunden bei der Zucht kleiner Hunde, was aus kurzschnäuzigen großen Hunden bei der Zucht kleinerer Tiere, wenn nur die geringere Größe das Zuchtziel ist. Man kann erwarten, daß aus den langschnäuzigen großen Hunden kleine werden, die längere Schnauzen haben als die kleineren Tiere, die aus kurzschnäuzigen großen Hunden gezüchtet wurden. Da aber bekanntlich kleine Tiere, z. B. im Vergleich zum Hirnvolumen, relativ kürzere Schnauzen haben, treten Proportionsänderungen auf. Bei den kleinen Hunden würden aber die relativ langschnäuzigen den relativ langschnäuzigen bei den großen entsprechen, und nicht anders wäre es für die relativ kurzschnäuzigen. Eine Linie durch die Kombinate von Hirnvolumen und Schnauzenlänge (also durch Punkte, zu denen der Mittelwert von x und der Mittelwert von y gehört), die sich für jede Größengruppe ergäben, würde uns zeigen, wie sich die Proportion Hirnvolumen zu Schnauzenlänge durchschnittlich ändert. Bei sehr großem Material erhielten wir so eine Allometrielinie. Gewöhnlich ist das Material zur Berechnung der Linien auf diese Art zu gering. Man braucht andere Verfahren, bei denen der Mittelpunkt der einzelnen Gruppe nicht so wesentlich ist. Die erhaltenen Kurven passen sich häufig im verwirklichten Bereich Geraden an, bzw. nähern sich nach einer Logarithmierung der Einzelwerte Geraden. Da nur die Rechenverfahren für Geraden relativ einfach sind, beschränkt man sich meist auf die Bestimmung von Allometriegeraden. Diese werden also unter einer Voraussetzung berechnet, der Annahme der Linearität der Proportionsverschiebungen (d. h. der Geradlinigkeit in der graphischen Darstellung).

(Es sei darauf hingewiesen, daß hier unter Allometrielinien Linien verstanden werden, die die durchschnittlichen Proportionsverschiebungen angeben. Es werden also keineswegs Allometrielinien mit Allometriegeraden gleichgesetzt. Von allometrischen Proportionsverschiebungen spricht man aber nur, wenn sich die Proportionsänderungen durch die Formel $y = b \cdot x^{tg\,\alpha}$ wiedergeben lassen. Derartige Proportionsänderungen liefern im logarithmierten System Geraden der Form: $\log y = \operatorname{tg} \alpha \log x + \log b$. Setzt sich aber z. B. x aus zwei Teilen x_1 und x_2 zusammen, deren Proportionsverschiebungen durch folgende Formeln dargestellt werden:

$$y = b_1 \cdot x_1^{\operatorname{tg} \alpha_1}$$

und

$$y = b_2 \cdot x_2^{\operatorname{tg} \alpha_2},$$

so erhalten wir

$$x_1 = (y/b_1)^{\frac{1}{\operatorname{tg} \alpha_1}}$$

und

$$x_2 = (y/b_2)^{\frac{1}{\operatorname{tg} \alpha_2}}$$

oder

$$x = x_1 + x_2 = (y/b_1)^{\frac{1}{\mathrm{tg}\,\alpha_1}} + (y/b_2)^{\frac{1}{\mathrm{tg}\,\alpha_2}}.$$

Diese Formel läßt sich durch Logarithmierung nur dann in eine Gerade verwandeln, wenn $\mathrm{tg}\,\alpha_1 = \mathrm{tg}\,\alpha_2$ ist. Trotzdem verändern sich x und y gesetzmäßig mit der Größe. Auch Proportionsverschiebungen, die sich durch folgende Formel darstellen lassen: $y = b \cdot x^{tg\,\alpha} + c$ liefern nach einer Logarithmierung keine Geraden. Trotzdem bezeichnen wir die angegebenen und auch andere Funktionen, die die durchschnittlichen Proportionsänderungen angeben, als Allometrielinien. Bei einer Allometrielinie liegen allerdings immer nur in angenähert geradlinigen Bereichen $\pm$ allometrische Poportionsverschiebungen vor.)

Nach der Berechnung der Geraden muß dann aber geprüft werden, ob es Gründe gibt, die gegen die Linearität sprechen. Diese Prüfung auf Linearität kann negativ ausfallen; eine Gerade ist also ohne Aussagekraft. Meist läßt sich dann aber aus dem Schaubild ersehen, wie ungefähr die Änderungen vor sich gehen.

Zur Bestimmung einer Geraden genügen zwei Punkte. Die Lage einer Geraden, die aus zwei Individuen berechnet wird, entspricht der Berechnung eines Mittelwertes aus einem Individuum; sie ist rein zufällig. Auch bei mehr Individuen erhält man unterschiedliche Geraden bei verschiedenen Stichproben. Man kann den erhaltenen Geraden also nicht „trauen". Wohl aber kann man andere Linien berechnen, die angeben, daß außerhalb des von ihren begrenzten Bereiches nur noch ein geringer Prozentsatz der möglichen Geraden liegt. Diese Linien sind die Vertrauensgrenzen. Die 95%-Vertrauensgrenzen schließen also durchschnittlich von je 20 möglichen Geraden 19 ein. Da diese Geraden also zufällig streuen, erhält man praktisch immer Unterschiede zwischen den aus zwei Populationen berechneten Geraden. Will man also untersuchen, ob die Unterschiede rein zufällig oder tatsächlich vorhanden sind, so hat man unter anderem eine Prüfung der Differenz der Anstiege der Geraden durchzuführen. Die Berechnung und Angabe der Vertrauensgrenzen ist also außerordentlich wichtig, da nur sie eine Beurteilung der Aussagekraft der Ergebnisse ermöglichen.

Hat man zwei größenabhängige Variable x und y gemessen und außerdem eine weitere größenabhängige Variable z, die aber nicht von x und y abhängt, so wird man folgende Formel zur Bestimmung des Anstiegs der gesuchten Geraden benutzen:

$$\mathrm{tg}\,\alpha = \frac{S_{yz}}{S_{xz}}. \qquad (20)$$

Z. B. kann beim Vergleich von zwei Zahnmaßen angenommen werden, daß Zähne und Hirnvolumen zwar beide von Größensteigerungen beeinflußt werden, aber keine starken direkten Korrelationen zwischen Hirn- und Zahngröße bestehen. Die Hirngröße kann als z benutzt werden. Die Condylobasallänge dagegen setzt sich aus der Kieferlänge und wei-

teren Schädelstrecken zusammen. Es könnte eine direkte Abhängigkeit zwischen Zahngröße und Schädellänge bestehen, weshalb die Condylobasallänge nicht als z zu wählen ist.

Hat man M Gruppen einer Tierform, von denen man gleichartige Proportionsverschiebungen annehmen kann, und unterscheiden sich diese in starkem Maße in der Durchschnittsgröße, so berechnet man für jede dieser M Gruppen zunächst das Gruppenmittel, also für die j-te Gruppe mit N_j Indivudien $\overline{x}_j$ und $\overline{y}_j$, sodann berechnet man aus der Gesamtzahl N der Individuen das Generalmittel $\overline{x}$ und $\overline{y}$. Bezeichnen wir die Werte des k-ten Individuums der j-ten Gruppe mit x_{jk} und y_{jk}, so errechnen wir:

I) a und b) die Summe der Quadrate der Abweichungen der Einzelwerte x_{jk} und y_{jk} von den zugehörigen Gruppenmitteln $\overline{x}_j$ und $\overline{y}_j$, also

$$S'_{xx} = \sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} (x_{jk} - \overline{x}_j)^2 = \sum_{j=1}^{M} \frac{N_j \sum_{k=1}^{N_j} x^2_{jk} - \left[\sum_{k=1}^{N_j} x_{jk}\right]^2}{N_j}$$

und entsprechend S'_{yy},

c) die Summe der Produkte der Abweichungen der Einzelwerte x_{jk} und y_{jk} von $\overline{x}_j$ und $\overline{y}_j$,

$$S'_{xy} = \sum_{j=1}^{M} \frac{N_j \sum_{k=1}^{N_j} x_{jk} y_{jk} - \sum_{k=1}^{N_j} x_{jk} \sum_{k=1}^{N_j} y_{jk}}{N_j}.$$

II) a und b) die Summe der Quadrate der Abweichungen vom Generalmittel, also

$$S''_{xx} = \sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} (x_{jk} - \overline{x})^2 = \frac{N \sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} x^2_{jk} - \left[\sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} x_{jk}\right]^2}{N}$$

und entsprechend S''_{yy} sowie

c) die Summe der Produkte der Abweichungen vom Generalmittel

$$S''_{xy} = \sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} (x_{jk} - \overline{x}) \cdot (y_{jk} - \overline{y}) = \frac{N \sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} x_{jk} \cdot y_{jk} - \left[\sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} x_{jk}\right] \cdot \left[\sum_{j=1}^{M} \sum_{k=1}^{N_j} y_{jk}\right]}{N}.$$

Wir berechnen dann:

$$\operatorname{tg}\alpha_1 = \frac{1}{2} \frac{S'_{yy} S''_{xx} - S''_{yy} S'_{xx} \pm \sqrt{(S'_{yy} S''_{xx} - S''_{yy} S'_{xx})^2 - 4 (S'_{xy} S''_{xx} - S''_{xy} S'_{xx})(S'_{yy} S''_{xy} - S''_{yy} S'_{xy})}}{S'_{xy} S''_{xx} - S''_{xy} S'_{xx}} \tag{21}$$

Um die nach (21) bestimmten Ergebnisse zu verbessern, bestimmt man f nach

$$f = \frac{\operatorname{tg}\alpha_1 S''_{xy} - S''_{yy}}{\operatorname{tg}\alpha_1 S''_{xx} - S''_{xy}}, \tag{22}$$

indem man $\operatorname{tg}\alpha_1$ aus (21) einsetzt und berechnet

$$\operatorname{tg} \alpha_2 = \frac{f \sum_{j=1}^{M} N_j(\bar{x}_j - \bar{x})(\bar{y}_j - \bar{y}) - \sum_{j=1}^{M} N_j(\bar{y}_j - \bar{y})^2}{f \sum_{j=1}^{M} N_j(\bar{x}_j - \bar{x})^2 - \sum_{j=1}^{M} N_j(\bar{x}_j - \bar{x})(\bar{y}_j - \bar{y})}. \tag{23}$$

Mit dem erhaltenen tg α_2 kann wieder ein f_2 nach (22) bestimmt werden, wenn tg α_1 in (22) durch tg α_2 ersetzt wird. Für jede Gruppe kann man mit diesem f_2 und den zu ihr gehörigen Werten den Anstieg tg α bestimmen

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{f_2 \cdot S_{xy} - S_{yy}}{f_2 \cdot S_{xx} - S_{xy}}$$

Handelt es sich nur um zwei Gruppen, die sich in ihrer Durchschnittsgröße unterscheiden und von denen man annimmt, daß ihre Proportionen im wesentlichen größenabhängig verändert sind, so daß also die Gerade durch den Mittelpunkt der ersten Gruppe $M_A(\bar{x}_A, \bar{y}_A)$ und den Mittelpunkt der zweiten Gruppe $M_B(\bar{x}_B, \bar{y}_B)$ uns ein Bild von der Art der größenabhängigen Proportionsverschiebungen gibt, so wählt man tg α_2 gleich als

$$\operatorname{tg} \alpha_2 = \frac{\bar{y}_A - \bar{y}_B}{\bar{x}_A - \bar{x}_B}.$$

Wiederum wird mit tg α_2 die Steigung f_2 nach (22) und mit f_2 die Steigung der Allometriegeraden der beiden Gruppen bestimmt. Die Unterschiede der erhaltenen Einzelgeraden müssen nach den unten folgenden Formeln geprüft werden. Zeigt sich, daß die Anstiege der Geraden der einzelnen Gruppen signifikant von tg α_2 verschieden sind, so ist die Voraussetzung, die wir vor der Anwendung der Formeln machten, nicht erfüllt; wir müssen daher versuchen auf eine andere Art die Allometriegeraden zu bestimmen. Bestehen keine signifikanten Unterschiede, so können wir annehmen, daß die untersuchten Proportionsunterschiede der einzelnen Gruppen eine Folge der unterschiedlichen Größe sind.

Diese Methode könnte z. B. angewandt werden bei der Untersuchung der Proportionsänderungen bei Pudeln. Dort hat man als Gesamtgruppe alle Pudel, als Einzelgruppen die bei verschiedenen Züchtern gehaltenen Schläge wie Zwergpudel, Kleinpudel, Mittelpudel, Großpudel. Bei Untersuchungen über größenabhängige Proportionsänderungen bei einer Art können die angeführten Formeln verwandt werden, wenn man den Eindruck hat, daß die Unterarten sich nur stark in der Größe unterscheiden. Hat man zwei Gruppen mit geringem durchschnittlichen Größenunterschied, aber starkem Unterschied in der Größenvariabilität, so kann man für die erste Gruppe ${}_AS_{xx}$, ${}_AS_{yy}$ und ${}_AS_{xy}$ berechnen, für die zweite ${}_BS_{xx}$, ${}_BS_{yy}$ und ${}_BS_{xy}$ und in Formel (21) statt S'_{xx}, S'_{yy}, S'_{xy} die Werte ${}_AS_{xx}$, ${}_AS_{yy}$ und ${}_AS_{xy}$, für S''_{xx}, S''_{yy}, S''_{xy} die Werte ${}_BS_{xx}$, ${}_BS_{yy}$, ${}_BS_{xy}$ einsetzen. In diesem Falle muß man die Ergebnisse von (21) verwenden, da (23) nicht angewandt werden darf.

Sind die für die ersten zwei Methoden genannten Voraussetzungen nicht erfüllt, so hat man bestimmte Annahmen über die größenabhängige

Variabilität zu machen. Stellt man fest, daß das Maß x offensichtlich sehr stark größenabhängig ist, das Maß y demgegenüber augenscheinlich weit weniger, so wählt man zur Berechnung einer Geraden die Regression von y auf x und berechnet also (17) $\operatorname{tg} \alpha = \frac{S_{yx}}{S_{xx}}$.

Zeigt das Maß y dagegen im Vergleich zum Maß x eine erheblich stärkere Größenabhängigkeit, so berechnet man den Anstieg der Regressionsgeraden von x auf y als

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{S_{yy}}{S_{xy}}. \tag{24}$$

(Als Regressionskoeffizienten von x auf y bezeichnet man allerdings $\frac{S_{xy}}{S_{yy}}$)

Läßt sich nicht feststellen, ob das eine oder andere Maß stärker von der Größe abhängt, was meist der Fall ist, so berechnet man die Steigung der Hauptachse der Verteilung,

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{S_{yy} - S_{xx} + \sqrt{4\, S_{xy}^2 + (S_{yy} - S_{xx})^2}}{2\, S_{xy}}. \tag{25}$$

Bei Verteilungen, deren Hauptachse nicht allzu stark von der Steigung $\operatorname{tg} \alpha = 1$ abweicht, kann die reduzierte Hauptachse brauchbare Werte liefern:

$$\operatorname{tg} \alpha = \sqrt{\frac{S_{yy}}{S_{xx}}}. \tag{26}$$

Bei negativem Wert von r (15) hat man vor die Wurzelausdrücke in (25) und (26) ein Minus- statt eines Pluszeichens zu schreiben.

Die Hauptachse der Verteilung ist abhängig von der Skaleneinteilung der x- und y-Achse. Werden x und y in der gleichen Maßeinheit gemessen, so gibt es bei der Berechnung der Hauptachse kein Problem. Nach einer Logarithmierung der Einzelwerte werden auch Schwierigkeiten aufgehoben, die sich bei Maßen y und x ergeben, wenn sie zwar in der gleichen Dimension, aber in verschiedener Einheit gemessen wurden (z. B. y in inch, x in cm). Handelt es sich dagegen um den Vergleich von Volumen- (bzw. Gewichts-) Flächen- und Längenmaßen, so ist es meist angebracht, bei Volumenmaßen und Gewichtsmaßen den Logarithmus der 3. Wurzel der Einzelwerte, bei Flächenmaßen den Logarithmus der 2. Wurzel der Einzelwerte, bei Längenmaßen den Logarithmus der Einzelwerte zum Vergleich zu benutzen. Ist x also der Logarithmus des Volumenmaßes, so ersetzt man in (25) S_{xx} durch $\frac{S_{xx}}{9}$ und S_{xy} durch $\frac{S_{xy}}{3}$, ist x der Logarithmus eines Flächenmaßes, so ersetzt man S_{xx} durch $\frac{S_{xx}}{4}$ und S_{xy} durch $\frac{S_{xx}}{2}$. Den erhaltenen $\operatorname{tg} \alpha$ hat man anschließend für das Volumenmaß durch 3, für das Flächenmaß durch 2 zu dividieren. Ist x der Logarithmus eines Flächenmaßes und y

der Logarithmus eines Volumenmaßes, so schreibt man an Stelle von S_{xx}, S_{xy} und S_{yy} die Werte $\frac{S_{xx}}{4}$, $\frac{S_{xy}}{6}$ und $\frac{S_{yy}}{9}$. Den erhaltenen tg α multipliziert man mit $\frac{3}{2}$. Um derartige Überlegungen zu umgehen und die Rechenarbeit zu vermindern, wurde die reduzierte Hauptachse entwickelt, die skaleninvariabel ist. Bei solchen Vergleichen von Größen, die in verschiedenen Dimensionen gemessen wurden, wird daher meist die reduzierte Hauptachse bevorzugt. Auch wenn die größenunabhängige Variabilität bei der einen Variablen in der Gesamtstreuung stärker in Erscheinung tritt als bei der anderen Variablen, ist die reduzierte Hauptachse häufig angebrachter als die Hauptachse. Kann man in der graphischen Darstellung einen ungefähren Anstieg der Hauptachse (Richtung der größten Streuung der Einzelwerte um den Mittelwert) von tg $(-90°)$ bis tg $(-68°)$, von tg $(-22°)$ bis tg $(+22°)$ und von tg $(+68°)$ bis tg $(+90°)$ erkennen, so sollte man in keinem Falle reduzierte Hauptachsen berechnen. Man erhält nämlich auch bei völliger Unabhängigkeit von x und y von der Größe, bei einem Korrelationskoeffitienten, der nicht signifikant von 0 abweicht, reduzierte Hauptachsen, deren Anstieg gesichert von 0 abweicht. (Ergäbe sich z. B. $S_{xx} = S_{yy}$ und $S_{xy} = 0$, so erhielte man auch bei $N = \infty$ für $r = 0$, für den Anstieg der reduzierten Hauptachse tg $\alpha = (\pm 1)$ und r wäre mit 100% Sicherheit 0, tg α mit 50% Sicherheit $(+1)$, mit den restlichen 50% dagegen (-1), also mit 100% Sicherheit von 0 verschieden.)

Um die gewünschten Geraden zu erhalten, berechnet man, wenn man tg α bestimmt hat,

$$y = \text{tg}\,\alpha\,(x - \overline{x}) + \overline{y}.$$

Zur Bestimmung der Vertrauensgrenzen wird zunächst eine Größe R errechnet

$$R = \pm t\sqrt{\frac{1}{N-2}(S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2)} \tag{27}$$

t wird dabei der t-Tabelle mit $n = (N - 2)$ Freiheitsgraden entnommen.

Für Methode I (20) und Methode II (21 bis 23) errechnen wir zunächst f nach

$$f = \frac{S_{xy} \cdot \text{tg}\,\alpha - S_{yy}}{S_{xx} \cdot \text{tg}\,\alpha - S_{xy}} \tag{28}$$

und bestimmen mit diesem f, bzw. f_2 die Vertrauensgrenzen nach

$$\text{tg}\,\alpha = \frac{f\,S_{xy} - S_{yy} + f\,R}{f\,S_{xx} - S_{xy} + R}. \tag{29}$$

Bei Werten, die innerhalb der so erhaltenen Vertrauensgrenzen liegen, bestehen keine signifikanten Unterschiede im Anstieg; bei Methode II liegt dann auch kein Grund vor, der gegen ihre Anwendung spricht. Signifikante Unterschiede im Anstieg der nach Methode II erhaltenen

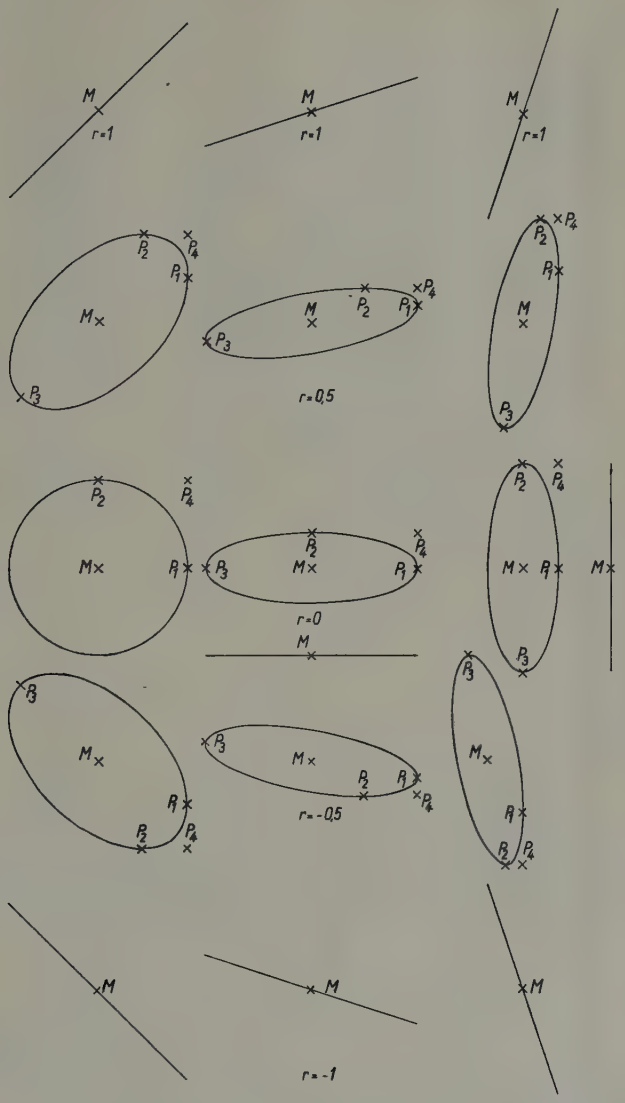


Abb. 4. Einige Formen der Wendeellipsen. Erste Spalte $S_{xx} = S_{yy}$, zweite Spalte $S_{xx} > S_{yy}$, dritte Spalte $S_{xx} < S_{yy}$. Erste Reihe $r = 1$, zweite Reihe $1 > r > 0$, dritte Reihe $r = 0$, vierte Reihe $0 > r > (-1)$, fünfte Reihe $r = (-1)$. M ist der Mittelpunkt der Verteilung. Die Regressionsgeraden von x auf y durch M und P_1, die Regressionsgeraden von y auf x laufen durch M und P_2, die Hauptachse durch M und P_3, die reduzierte Hauptachse durch M und P_4

Korrelationskoeffizient $r = S_{xy}/\sqrt{S_{xx}\,S_{yy}}$	Beispiel für r		Beispiel für $s_x = \sqrt{\frac{S_{xx}}{N-1}}$	Beispiel für $s_y = \sqrt{\frac{S_{yy}}{N-1}}$	Wendeellipsen gleicher Häufigkeit	
$r = 1$		$S_{xx} = S_{yy}$			$(y-\bar{y}) = (x-\bar{x})$	Geraden
		$S_{xx} > S_{yy}$	3	1	$(y-\bar{y}) = (S_{xy}/S_{yy})\,(x-\bar{x}) < (x-\bar{x})$	
		$S_{xx} < S_{yy}$	1	3	$(y-\bar{y}) = (S_{xy}/S_{yy})\,(x-\bar{x}) > (x-\bar{x})$	
$1 > r > 0$	$+0{,}5$	$S_{xx} = S_{yy}$	1	1	$(x-\bar{x})^2 - 2r(x-\bar{x})\,(y-\bar{y}) + (y-\bar{y})^2 = S_{xx}\,(1-r^2)/(N-1) = S_{yy}\,(1-r^2)/(N-1)$	
		$S_{xx} > S_{yy}$	3	1	$(x-\bar{x})^2 S_{yy} - 2\,(x-\bar{x})\,(y-\bar{y})\,S_{xy} + (y-\bar{y})^2 S_{xx} = (S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^{21})/(N-1)$	
		$S_{xx} < S_{yy}$	1	3	$(x-\bar{x})^2\,S_{yy} - 2\,(x-\bar{x})\,(y-\bar{y})\,S_{xy} + (y-\bar{y})^2\,S_{xx} = (S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2)/(N-1)$	
$r = 0$		$S_{xx} = S_{yy}$			$(x-\bar{x})^2 + (y-\bar{y})^2 = S_{yy}/(N-1) = S_{xx}/(N-1)$ KREIS	
		$S_{xx} > S_{yy}$			$(x-\bar{x})^2/S_{xx} + (y-\bar{y})^2/S_{yy} = 1/(N-1)$	
		$S_{xx} < S_{yy}$			$(x-\bar{x})^2/S_{xx} + (y-\bar{y})^2/S_{yy} = 1/(N-1)$	
		$0 = S_{yy}$				
		$S_{xx} = 0$				
$-1 < r < 0$	$-0{,}5$	$S_{xx} = S_{yy}$	1	1	$(x-\bar{x})^2 - 2r(x-\bar{x})\,(y-\bar{y}) + (y-\bar{y})^2 = S_{xx}(1-r^2)/(N-1) = S_{yy}(1-r^2)/(N-1)$	
		$S_{xx} > S_{yy}$	3	1	$(x-\bar{x})^2 S_{yy} - 2\,(x-\bar{x})\,(y-\bar{y})\,S_{xy} + (y-\bar{y})^2 S_{xx} = (S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2)/(N-1)$	
		$S_{xx} < S_{yy}$	1	3	$(x-\bar{x})^2\,S_{yy} - 2\,(x-\bar{x})\,(y-\bar{y})\,S_{xy} + (y-\bar{y})^2\,S_{xx} = (S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2)/(N-1)$	
$r = (-1)$		$S_{xx} = S_{yy}$			$(y-\bar{y}) = -(x-\bar{x})$	Geraden
		$S_{xx} > S_{yy}$	3	1	$(y-\bar{y}) = (S_{xy}/S_{yy})\,(x-\bar{x}) > (x-\bar{x})$	
		$S_{xx} < S_{yy}$	1	3	$(y-\bar{y}) = (S_{xy}/S_{yy})\,(x-\bar{x}) < (x-\bar{x})$	

Steigung der Regressionsgeraden von y auf x: $\operatorname{tg} \alpha_1$	Beispiel für $\operatorname{tg} \alpha_1$ (17)	Steigung der Regressionsgeraden von x auf y: $\operatorname{tg} \alpha_2$	Beispiel für $\operatorname{tg} \alpha_2$ (24)	Steigung der Hauptachse $\operatorname{tg} \alpha_3$	Beispiel für $\operatorname{tg} \alpha_3$ (25)	Steigung der reduzierten Hauptachse $\operatorname{tg} \alpha_4$	Beispiel für $\operatorname{tg} \alpha_4$ (26)	
$= 1$		$= 1$		$= 1$		$= 1$		$\operatorname{tg} \alpha_1 = \operatorname{tg} \alpha_2 = \operatorname{tg} \alpha_3 = \operatorname{tg} \alpha_4 = 1$
< 1	1/3	< 1	1/3	< 1	1/3	< 1	1/3	$\operatorname{tg} \alpha_1 = \operatorname{tg} \alpha_2 = \operatorname{tg} \alpha_3 = \operatorname{tg} \alpha_4 < 1$
> 1	3	> 1	3	> 1	3	> 1	3	$\operatorname{tg} \alpha_1 = \operatorname{tg} \alpha_2 = \operatorname{tg} \alpha_3 = \operatorname{tg} \alpha_4 > 1$
< 1	1/2	> 1	2	$= 1$	1	$= 1$	1	$\operatorname{tg} \alpha_1 < \operatorname{tg} \alpha_3 = 1 = \operatorname{tg} \alpha_4 < \operatorname{tg} \alpha_2$
< 1	1/6		2/3	< 1	0,1813346	< 1	1/3	$\operatorname{tg} \alpha_1 < \operatorname{tg} \alpha_3 < \operatorname{tg} \alpha_4 < \operatorname{tg} \alpha_2$
	3/2	> 1	6	> 1	5,5146679	> 1	3	$\operatorname{tg} \alpha_1 < \operatorname{tg} \alpha_4 < \operatorname{tg} \alpha_3 < \operatorname{tg} \alpha_2$
$= 0$		$= \infty$		—		—		$0 = \operatorname{tg} \alpha_1 < \operatorname{tg} \alpha_2 = \infty$
$= 0$		$= \infty$		$= 0$		—		$0 = \operatorname{tg} \alpha_1 = \operatorname{tg} \alpha_3 < \operatorname{tg} \alpha_2 = \infty$
$= 0$		$= \infty$		$= \infty$		—		$0 = \operatorname{tg} \alpha_1 < \operatorname{tg} \alpha_3 = \operatorname{tg} \alpha_2 = \infty$
$= 0$		$(= \infty)$		$= 0$		—		
$(= 0)$		$= \infty$		$= \infty$		—		
$> (-1)$	$-1/2$	$< (-1)$	-2	$= (-1)$	$= (-1)$	$= (-1)$	$= (-1)$	$\operatorname{tg} \alpha_2 < \operatorname{tg} \alpha_3 = 1 = \operatorname{tg} \alpha_4 < \operatorname{tg} \alpha_1$
$> (-1)$	$-1/6$		$-2/3$	$> (-1)$	$-0,1813346$	$> (-1)$	$-1/3$	$\operatorname{tg} \alpha_2 < \operatorname{tg} \alpha_4 < \operatorname{tg} \alpha_3 < \operatorname{tg} \alpha_1$
	$-3/2$	$< (-1)$	-6	$< (-1)$	$-5,5146679$	$< (-1)$	-3	$\operatorname{tg} \alpha_2 < \operatorname{tg} \alpha_3 < \operatorname{tg} \alpha_4 < \operatorname{tg} \alpha_1$
$= (-1)$		$= (-1)$		$= (-1)$		$= (-1)$		$\operatorname{tg} \alpha_1 = \operatorname{tg} \alpha_2 = \operatorname{tg} \alpha_3 = \operatorname{tg} \alpha_4 = (-1)$
$> (-1)$	$-1/3$	$> (-1)$	$-1/3$	$> (-1)$	$-1/3$	$> (-1)$	$-1/3$	$\operatorname{tg} \alpha_1 = \operatorname{tg} \alpha_2 = \operatorname{tg} \alpha_3 = \operatorname{tg} \alpha_4 > (-1)$
$< (-1)$	-3	$< (-1)$	-3	$< (-1)$	-3	$< (-1)$	-3	$\operatorname{tg} \alpha_1 = \operatorname{tg} \alpha_2 = \operatorname{tg} \alpha_3 = \operatorname{tg} \alpha_4 < (-1)$

Allometriegeraden sind nicht unbedingt durch Unterschiede der Steigungen der tatsächlichen Allometriegeraden hervorgerufen worden, sondern können ebenso gut durch eine gegenseitige Versetzung parallel laufender Allometriegraden der verschiedenen Gruppen entstehen. Signifikante Unterschiede bei Werten, die nach Methode I errechnet wurden, sind sehr vorsichtig zu bewerten, da die Prüfungsmethoden zu niedrige Sicherheitsschwellen liefern; eine exakte Prüfung ist nicht möglich, da die Korrelation zwischen z und der „Größe" nicht feststellbar ist.

Zur Berechnung der Vertrauensgrenzen dienen folgende Formeln:
für die Regression von y auf x

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{S_{xy} + \mathrm{R}}{S_{xx}}, \tag{30}$$

für die Regression von x auf y

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{S_{yy}}{S_{xy} + R}, \tag{31}$$

für die Steigung der Hauptachse

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{S_{yy} - S_{xx} + \sqrt{4\,S_{xy}^2 + (S_{yy} - S_{xx})^2 - 4\,R^2}}{2\,(S_{xy} - R)}, \tag{32}$$

für die Steigung der reduzierten Hauptachse

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{R + \sqrt{R^2 + S_{yy}\,S_{xx}}}{S_{xx}}. \tag{33}$$

R ist positiv und negativ! Es gibt daher zwei Werte für die Vertrauensgrenzen, der eine liegt über dem besten Schätzwert, für den $R = 0$ ist, der andere unter ihm.

Zur Prüfung auf Linearität wird die Verteilung in Klassen mit der Steigung f der Klassengrenzen eingeteilt. Die Bestimmung von f wurde für Methode I (20) und Methode II (21 bis 23) bereits durchgeführt (28), für die Regression von y auf x ist $f = \infty$, von x auf y ist $f = 0$, für die Hauptachse $f = \left(-\frac{1}{\operatorname{tg} \alpha}\right)$, für die reduzierte Hauptachse $f = (-\operatorname{tg} \alpha)$. Wir bezeichnen folgendermaßen:

M Anzahl der Klassen

N Anzahl der untersuchten Individuen

N_j Anzahl der untersuchten Individuen inder j-ten Klasse

y_{jk} k-ter Wert von y in der j-ten Klasse

x_{jk} k-ter Wert von x in der j-ten Klasse

$\overline{y_j}$ arithmetisches Mittel der y_{jk}-Werte der j-ten Klasse

$\overline{x_j}$ arithmetisches Mittel der x_{jk}-Werte der j-ten Klasse

Y_j y-Wert des Mittelpunktes der in der j-ten Klasse liegenden Teilstrecke der zu untersuchenden Geraden

X_j x-Wert des Mittelpunktes dieser Strecke.

Es gilt dann

$$F = \frac{N-M}{M-2} \cdot \frac{f^2 \sum_{j=1}^{M} N_j (y_j - Y_j)^2 + 2f \sum_{j=1}^{M} N_j (\bar{y}_i - Y_j)(\bar{x}_j - X_j) + \sum_{j=1}^{M} N_j (\bar{x}_j - X_j)^2}{\sum_{j=1}^{M} \left[f^2 \sum_{k=1}^{N_j} (y_{jk} - \bar{y}_j)^2 + 2f \sum_{k=1}^{N_j} (y_{jk} - \bar{y}_j)(x_{jk} - \bar{x}_j) + \sum_{k=1}^{N_j} (x_{jk} - x_j)^2 \right]}. \tag{34}$$

Die Sicherheitspunkte für F werden mit $n_1 = (M-2)$, $n_2 = (N-M)$ Freiheitsgraden der F-Tabelle der Lehrbücher entnommen. Solange das errechnete F unter dem Wert der F-Tabelle bleibt, kann Linearität angenommen werden.

Um zu prüfen, ob zwei Steigungen signifikant verschieden sind, verwenden wir für die Regressionsgerade (18). Für die anderen Geraden müssen wir dagegen zunächst eine „Generalsteigung" berechnen. Bezeichnen wir alle Werte der ersten Stichprobe durch 1 und kennzeichnen alle Werte der zweiten durch 2, so setzt man jeweils in die entsprechenden Formeln zur Errechnung des Anstiegs der Allometriegeraden (20; 21 bis 23; 25; 26).

$$S_{yy} = ({}_1S_{yy} + {}_2S_{yy})$$
$$S_{xx} = ({}_1S_{xx} + {}_2S_{xx})$$
$$S_{xy} = ({}_1S_{xy} + {}_2S_{xy}).$$

Mit diesen Werten und dem errechneten Anstieg bestimmt man nach (28) ein „General-f" und berechnet

$${}_1Z_{xy} = f\,{}_1S_{xx} - f\,{}_1S_{yy} + f^2\,{}_1S_{xy} - {}_1S_{xy} \tag{35}$$
$${}_2Z_{xy} = f\,{}_2S_{xx} - f\,{}_2S_{yy} + f^2\,{}_2S_{xy} - {}_2S_{xy} \tag{36}$$
$${}_1Z_{xx} = f^2\,{}_1S_{xx} + {}_1S_{yy} - 2f\,{}_1S_{xy} \tag{37}$$
$${}_2Z_{xx} = f^2\,{}_2S_{xx} + {}_2S_{yy} - 2f\,{}_2S_{xy} \tag{38}$$
$${}_1Z_{yy} = {}_1S_{xx} + f^2\,{}_1S_{yy} + 2f\,{}_1S_{xy} \tag{39}$$
$${}_2Z_{yy} = {}_2S_{xx} + f^2\,{}_2S_{yy} + 2f\,{}_2S_{xy}. \tag{40}$$

Diese Werte setzt man ein in

$$t = \frac{\left(\frac{{}_1Z_{xy}}{{}_1Z_{xx}} - \frac{{}_2Z_{xy}}{{}_2Z_{xx}}\right) \sqrt{\frac{{}_1Z_{xx}\,{}_2Z_{xx}}{{}_1Z_{xx} + {}_2Z_{xx}}}}{\sqrt{\frac{{}_1Z_{yy} + {}_2Z_{yy} - \frac{{}_1Z_{xy}^2}{{}_1Z_{xx}} - \frac{{}_2Z_{xy}^2}{{}_2Z_{xx}}}{{}_1N + {}_2N - 4}}}. \tag{41}$$

Ist das auf diese Art bestimmte t größer als ein in den t-Tabellen mit $({}_1N + {}_2N - 4)$ Freiheitsgeraden nachzuschlagender t-Wert, so sind die Steigungen als unterschiedlich zu betrachten.

Zur Prüfung der Unterschiede im Anstieg der Allometriegeraden mehrerer Gruppen berechnet man erst mit den Werten $S_{xx;in}$, $S_{yy;in}$ $S_{xy;in}$ durch Einsetzen in die Formeln zur Errechnung der Allometriegeraden (20; 21 bis 23; 25; 26) eine Generalsteigung und nach (28) ein General-f und berechnet (Symbolerklärung bei den Formeln (19,1 bis 10)

$$Z_{xy;j} = f\,S_{xx;j} - f\,S_{yy;j} + f^2\,S_{xy;j} - S_{xy;j} \tag{35a}$$

$$Z_{xx;j} = f^2\,S_{xx;j} + S_{yy;j} - 2f\,S_{xy;j} \tag{36a}$$

$$Z_{yy;j} = S_{xx;j} + f^2\,S_{yy;j} + 2f\,S_{xy;j} \tag{37a}$$

$$Z_{xy;in} = f\,S_{xx;in} - f\,S_{yy;in} + f^2\,S_{xy;in} - S_{xy;in} \tag{38a}$$

$$Z_{xx;in} = f^2\,S_{xx;in} + S_{yy;in} - 2f\,S_{xy;in} \tag{39a}$$

$$Z_{yy;in} = S_{xx;in} + f^2\,S_{yy;in} + 2f\,S_{xy;in} \tag{40a}$$

$$\operatorname{tg}\alpha_j = Z_{xy;j}/Z_{xx;j} \tag{17a}$$

$$\operatorname{tg}\alpha_{in} = Z_{xy;in}/Z_{xx;in}. \tag{17b}$$

Diese Werte werden in eine Formel eingesetzt, die (19,10) entspricht

$$F = \frac{\sum_{j=1}^{M} Z_{xx;j}\,(\operatorname{tg}\alpha_j - \operatorname{tg}\alpha_{in})^2}{\sum_{j=1}^{M}\left(Z_{yy;j} - \frac{Z_{xy;j}^2}{Z_{xx;j}}\right)} \cdot \frac{N-2M}{M-1} \tag{41a}$$

Bleibt das errechnete F unter einem Wert der Tabellen mit $n_1 = M - 1$, $n_2 = (N - 2M)$ Freiheitsgraden, so können alle Steigungen als gleichartig angesehen werden, andernfalls weicht zumindest die Steigung einer Allometriegeraden signifikant von der Steigung der Gesamtgeraden ab.

Diese Formel gibt uns die Möglichkeit eine Methode für die rechnerische Ermittlung des Anstiegs von Allometriegeraden abzuleiten. Wegen des Arbeitsaufwandes wird man allerdings auf elektronische Rechenautomaten angewiesen sein. Die folgende Methode kann angewandt werden, wenn die Einzelwerte mehrerer Verteilungen um parallele Allometrielinien zu streuen scheinen und einige dieser Gruppen eine starke, andere eine schwache Variabilität der Größe zeigen. Auf Grund der in Abb. 5 demonstrierten Zusammenhänge zwischen f und tg α ist es dann schon in der graphischen Darstellung möglich, den ungefähren Anstieg der Allometriegeraden festzustellen. Man stelle sich vor, die drei in Abb. 5 durch ihre Wendeellipsen charakterisierten Verteilungen seien irgendwie parallel verschoben. In diesem Falle erhält man nach Formel (41a) die geringsten Werte für F, wenn man die Abstände in der Richtung tg φ oder tg α zum Minimum macht. Die Geraden, die man erhält, wenn man die Abstände in irgendeiner Richtung f_i zum Minimum macht, laufen durch den Berührungspunkt von einer Tangente mit der Steigung f_i und der Wendeellipse der zweidimensionalen Verteilung und durch den Mittelpunkt. Bestimmt man für einige Werte von f_i die zu den drei Verteilungen gehöri-

gen Geraden, so sind die Steigungen unterschiedlich, wenn $\operatorname{tg} \alpha \neq f_i \neq \operatorname{tg} \varphi$. Nur bei $f_i = \operatorname{tg} \alpha$ oder $f_i = \operatorname{tg} \varphi$ wird $(\operatorname{tg} \alpha_j - \operatorname{tg} \alpha_{in})$ den Wert 0 annehmen. Bei Stichproben mit gleichem tg α in der Grundgesamtheit wird man daher auch nur mit geringer Wahrscheinlichkeit bei $f_i = \operatorname{tg} \varphi$ signifikante Unterschiede im Anstieg der Allometriegeraden bekommen. Bestehen zwischen den Größen σ_x, σ_y und r zwischen den einzelnen Verteilungen keine signifikanten Unterschiede, so läßt sich tg α nicht nach (41a) bestimmen, da man die Abstände in jeder beliebigen Richtung zum Minimum machen kann, ohne signifikante Unterschiede im Anstieg der erhaltenen Geraden zu bekommen.

Zeigen die einzelnen Gruppen aber eine unterschiedliche starke Variabilität der Größe, so kann ein Wert $\operatorname{tg} \varphi = f$ gesucht werden, bei dem die nach Formel (29) bestimmten Anstiege der Geraden der Einzelgruppen (bei der Annahme von Linearität) möglichst gleichartig werden. Das heißt aber nichts anderes, als daß f so zu wählen ist, daß das mit ihm bestimmte F von Formel (41a) möglichst klein wird. Ist dieses kleinste F und damit das beste f gefunden, so wird zunächst geprüft, ob das erhaltene kleinste F auch unterhalb der Sicherheitspunkte bleibt. Ist das der Fall, so können innerhalb der Einzelverteilungen gleichartige größenabhängige Proportionsverschiebungen angenommen werden. Mit $SS_{xx;in}$, $S_{yy;in}$, $S_{xy;in}$ wird nach (29) eine Gesamtsteigung errechnet, die für alle Gruppen gilt. Andernfalls werden mit dem erhaltenen f für alle Gruppen gesondert nach (29) Steigungen und Vertrauensgrenzen bestimmt, um zu sehen, ob vielleicht nur einzelne Gruppen abweichen. Man kann dann für die einheitlich erscheinenden Gruppen von neuem F nach (41a) errechnen und, wenn F unter den Sicherheitspunkten bleibt, die $Z_{xx;j}$, $Z_{xy;j}$, $Z_{yy;j}$ und N_j dieser Gruppen addieren und die Summen als ${}_1Z_{xx}$, ${}_1Z_{xy}$, ${}_1Z_{yy}$ und ${}_1N$ in Formel (41) einsetzen. Die Werte $Z_{xx;j}$, $Z_{xy;j}$, $Z_{yy;j}$ und N_j je einer abweichend erscheinenden Gruppe werden als ${}_2Z_{xx}$, ${}_2Z_{xy}$, ${}_2Z_{yy}$ und ${}_2N$ in (41) zur Prüfung des Unterschieds im Anstieg eingesetzt. Unterschiede im Anstieg bei großen und kleinen Formen können unter Umständen auch durch nichtlineare größenbedingte Proportionsverschiebungen hervorgerufen werden.

Läßt man φ in tg φ von 0° bis 180° wandern, so erhält man für F zwei Minima eines bei α und eines bei φ. Bei $r > 0$ wird man $\varphi > \alpha$ wählen, bei $r < 0$ wählt man $\alpha > \varphi$. Das Programm für den Rechenautomaten muß so angelegt werden, daß es zunächst für $\varphi = 10°, 20°, 30°, \ldots,$ 180° den Wert F errechnet, die Minima aussucht, die als α_1 und φ_1 bezeichnet seien. Mit $\alpha_1 - 9°$, $\alpha_1 - 8°$, $\alpha_1 - 7°, \ldots, \alpha_1 + 9°$ und $\varphi_1 - 9°$, $\varphi_1 - 8°, \varphi_1 - 7°, \ldots, \varphi_1 + 9°$ wird von neuem F errechnet, es werden die Minima ausgesucht usw. Auf diese Art können f und tg α recht genau elektronisch bestimmt werden.

Auf ähnliche Art lassen sich auch andere Prüfformeln der Regressionsrechnung verallgemeinern.

Um eine Trennung zweier Gruppen durchzuführen, sei auch ein divariates Trennverfahren angeführt. Ist $\bar{x}'$, $\bar{y}'$ das Mittelwertskombinat der ersten, x'', $\bar{y}''$ das Mittelwertskombinat der zweiten Gruppe, so bestimmt man ein f nach

$$f = \frac{\bar{y}' - y''}{\bar{x}' - \bar{x}''}.$$

Diesen Wert setzt man in folgende Formel ein

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{f\,(S'_{xy} + S''_{xy}) - (S'_{yy} + S''_{yy})}{f\,(S'_{xx} + S''_{xx}) - (S'_{xy} + S''_{xy})}$$

und errechnet eine Gerade

$$y = \operatorname{tg} \alpha\,(x - (\bar{x}' + \bar{x}'')/2) + (\bar{y}' + \bar{y}'')/2.$$

Diese Gerade trennt die beiden Gruppen optimal.

Als Trenngröße kann man für jedes Wertepaar (x_i, y_i) einen Wert X_i bestimmen:

$$X_i = y_i - (\bar{y}' + \bar{y}'')/2 - (x_i - (\bar{x}' + \bar{x}'')/2) \operatorname{tg} \alpha.$$

Die Größen X_i kann man in einem Häufigkeitspolygon auftragen.

Als verallgemeinerten Abstand erhält man

$$D = \sqrt{(N' + N'' - 2)\,\frac{(\bar{y}' - y'')^2 (S'_{xx} + S''_{xx}) - 2\,(\bar{x}' - x'')\,(y' - \bar{y}'')\,(S'_{xy} + S''_{xy}) + (\bar{x}' - x'')^2 (S'_{yy} + S''_{yy})}{(S'_{xx} + S''_{xx})\,(S'_{yy} + S''_{yy}) - (S'_{xy} + S''_{xy})^2}}$$

Gewägte Trenngrößen für die Wertepaare sind:

$$\begin{aligned} DX_i = ((N' + N'' - 2)\,((x_i - (\bar{x}' + \bar{x}'')/2)\,((S'_{yy} + S''_{yy})\,(x' - \bar{x}'') - (S'_{xy} + S''_{xy}) \\ (\bar{y}' - \bar{y}'')) + (y_i - (\bar{y}' + \bar{y}'')/2)\,((S'_{xx} + S''_{xx})\,(\bar{y}' - \bar{y}'') - (S'_{xy} + S''_{xy}) \\ (\bar{x}' - \bar{x}'')))/(D((S'_{xx} + S''_{xx})\,(S'_{yy} + S''_{yy}) - (S'_{xy} - S''_{xy})^2)). \end{aligned}$$

Die Bedeutung anderer multivariater Methoden wird z. B. besonders klar durch ein sorgfältiges Durcharbeiten der Untersuchungen von P. Jolicoeur (1959).

Es folgen nun die Ableitungen der Formeln. Zuvor sei allerdings eine Betrachtung der zweidimensionalen Normalverteilung eingefügt.

Die zweidimensionale Normalverteilung

Wie man sich bei univariaten Analysen über die Normalverteilung und die standardisierte Normalverteilung klar zu werden hat, so muß man sich zum Verständnis divariater Analysen ein Bild von zweidimensionalen Normalverteilungen und vollständig standardisierten zweidimensionalen Normalverteilungen machen können, es wird dann auch nicht schwer fallen, zum Verständnis multidimensionaler Normalverteilungen und damit von multivariaten Untersuchungsmethoden vorzudringen.

Zunächst betrachten wir die vollständig standardisierte Normalverteilung. Haben wir an den Individuen eines Kollektivs die Maße x und y genommen und festgestellt, daß x und y normalverteilt sind, so können wir die x-Werte und y-Werte miteinander vergleichen, wenn wir sie in einem rechtwinkeligen x-y-Koordinatensystem auftragen. Setzen wir die Standardabweichung von x $\sigma_x = 1$, so erhalten wir, wenn wir nur die Verteilung von x betrachten, eine eindimensionale standardisierte Normalverteilung. Dabei denken wir uns die $\frac{x}{\sigma_x}$ Werte auf der x-Achse aufgetragen und ihre Häufigkeit senkrecht zur x-y-Fläche in Richtung der z-Achse. Behandeln wir die y-Werte entsprechend, so erhalten wir auch für sie eine standardisierte Normalverteilung. Tragen wir nun aber die x-y-Kombinate auf der x-y-Fläche auf, so ist x normal standardisiert verteilt. Zu jedem x-Wert gehören aber auch standardisierte Normalverteilungen von y. Die Häufigkeit z ergibt sich dann als Produkt der relativen Häufigkeiten von x und y. Bildet man über

jedem Kombinat von x, und y, eine der Häufigkeit entsprechende Säule, so erhält man einen „Häufigkeitshügel", den man sich besonders leicht vorstellen kann, wenn man in Gedanken eine Normalverteilung mit der Streuung 1 und der Höhe $\frac{1}{2\pi}$ über dem Mittelpunkt um ihren Mittelpunkt rotieren läßt. Die mathematische Formal lautet:

$$z = d\Phi\,(x, y) = \frac{1}{2\pi}\, e^{-\frac{1}{2}(x^2+y^2)}\, dx\, dy.$$

Gleiche Häufigkeiten finden wir bei diesem Hügel, als Kreise gleicher Häufigkeit, um den Mittelpunkt angeordnet. Der Mittelpunkt der zweidimensionalen Normalverteilung entspricht dem Kombinat der Mittelpunkte der beiden univariaten Verteilungen. Irgendwelche Schnitte, die senkrecht zur x-y-Ebene durch den „Häufigkeitshügel" geführt werden, liefern standardisierte univariate Verteilungen, deren Höhe durch die Häufigkeit ihres Mittelpunktes festgelegt ist. Diesen Mittelpunkt erhält man, wenn man vom Mittelpunkt der zweidimensionalen Verteilung aus das Lot auf die Schnittfläche fallen läßt. Eine senkrechte Projektion aller Punkte auf eine Fläche, die senkrecht auf der eben betrachteten Schnittfläche und der x-y-Ebene steht, liefert wieder eine univariate Verteilung. Die Schnittfläche erscheint in der Projektion als Schnittgerade. Der Häufigkeit in der so erhaltenen univariaten Verteilung diesseits, bzw. jenseits der Geraden entspricht die Häufigkeit diesseits, bzw. jenseits der Schnittfläche in der divariaten Verteilung.

Meist sind die Maße x und y nicht unabhängig voneinander, sondern miteinander korreliert. Die Korrelation wird durch den Korrelationskoeffizienten ϱ gemessen.

Betrachten wir aber zunächst unsere vollständig standardisierte zweidimensionale Normalverteilung im ursprünglichen Achsensystem. Bei ungleichen Werten für σ_x und σ_y wird die Verteilung dann unterschiedlich in Richtung der x- und y-Achse gestaucht. Sie hat dann die Formel:

$$z = d\Phi\,(x, y) = \frac{1}{\sigma_x\, \sigma_y\, 2\pi}\, e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x^2}{\sigma_x^2}+\frac{y^2}{\sigma_y^2}\right)}\, dx\, dy. \tag{42}$$

Liegt eine Korrelation vor, so erhalten wir schließlich:

$$z = d\Phi\,(x, y) = \frac{1}{\sigma_x\, \sigma_y\, 2\pi\sqrt{1-\varrho^2}}\, e^{-\frac{1}{2(1-\varrho^2)}\left(\frac{x^2}{\sigma_x^2}-\frac{2\varrho xy}{\sigma_x\sigma_y}+\frac{y^2}{\sigma_y^2}\right)}\, dx\, dy \tag{43}$$

worin wir mit ϱ den Korrelationskoeffizienten bezeichnen. Aus diesen Formeln kann man leicht ersehen, daß gleiche Häufigkeiten in Form von Ellipsen angeordnet sind, da man ja für $z = d\Phi\,(x, y)$ gleiche Werte erhält, wenn

$$\frac{x^2}{\sigma_x^2}+\frac{y^2}{\sigma_y^2} \quad \text{bzw.} \quad \frac{x^2}{\sigma_x^2}-\frac{2\,\varrho\, x\, y}{\sigma_x\, \sigma_y}+\frac{y^2}{\sigma_y^2} \tag{44}$$

gleiche Werte liefern. Diese Bedingung ist aber die Bedingung für Ellipsen.

Man kann also jede zweidimensionale Normalverteilung als Ergebnis einer Dehnung einer vollständig standardisierten Verteilung betrachten. Dabei erhalten dann alle ursprünglich aufeinander senkrecht stehenden Schnittflächen im x-y-Achsensystem Steigungen, die einander zugeordnet sind. Es ist nun wichtig, sich klar zu machen, daß man in einer derartigen Verteilung, wenn man die Abstände in einer bestimmten Richtung zum Minimum macht, immer den zu dieser Richtung zugeordneten Durchmesser der Verteilung erhält. Macht man nämlich in irgendeiner Ellipse gleicher Häufigkeit die Abstände in der Richtung von Sekanten mit der Steigung $\operatorname{tg}\varphi = f$ zum Minimum, so erhält man eine Gerade, die alle Sekanten mit der Steigung f halbiert. Die Mittelpunkte der Strecken zwischen den Schnittpunkten der Geraden mit der Steigung f mit der Ellipse aber liegen, wie bekannt, auf zugeordneten Durchmessern. Da nun aber nach (44) alle Ellipsen gleicher Häufigkeit gleichgerichtet und ähnlich sind, erhält man für jede Ellipse gleicher Häufigkeit den gleichen zugeordneten Durchmesser. Wir können damit die Richtung der Durchmesser von Ellipsen gleicher Häufigkeit

mit den Durchmessern der Verteilung gleichsetzen. Der Durchmesser, der mit der großen oder Hauptachse der Ellipsen gleicher Häufigkeit zusammenfällt, wird als Hauptachse oder große Achse der zweidimensionalen Verteilung bezeichnet. Entsprechend gibt es dann auch eine kleine Achse der Verteilung.

Verallgemeinerung der Formeln zum Prüfen von Regressionen auf Geraden, die entstehen, wenn man die Abstände in der Richtung f zum Minimum macht

Wir können die Methoden der Regressionsrechnung auch anwenden, wenn wir die Abstände in irgendeiner Richtung zum Minimum machen, wenn wir nur zuvor das Achsensystem so drehen, daß die Richtung der y-Achse mit der Richtung übereinstimmt, in der wir die Abstände zum Minimum machen. Es seien y_i und x_i-Werte im alten Achsensystem, $\mathbf{y}_i$ und $\mathbf{x}_i$ Werte im transformierten Achsensystem. Wir finden z. B. im transformierten System (16)

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{\mathbf{S_{xy}} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{\mathbf{S_{yy}}\,\mathbf{S_{xx}} - \mathbf{S_{xy}^2}}}{\mathbf{S_{xx}}}$$

wobei wir die Vertrauensgrenzen dieses Wertes finden, wenn wir t mit $(N-2)$ Freiheitsgraden für zweiseitige Fragestellung der t-Tabelle entnehmen.

Bezeichnen wir die Steigung, die die Richtung angibt, in der wir die Abstände zum Minimum machen, mit $\operatorname{tg}\varphi = f$ und wird φ entgegen dem Uhrzeigersinn von der positiven x-Achse des alten zur positiven $\mathbf{y}$-Achse des neuen Systems gemessen, so ist

$$\begin{aligned}\mathbf{x} &= x\sin\varphi - y\cos\varphi = \frac{xf-y}{\pm\sqrt{1+f^2}},\\ \mathbf{y} &= y\sin\varphi + x\cos\varphi = \frac{yf+x}{\pm\sqrt{1+f^2}}.\end{aligned} \tag{45}$$

Somit erhalten wir für die folgenden Werte:

$$\mathbf{S_{xy}} = \frac{f\,\mathbf{S_{xx}} - f\,\mathbf{S_{yy}} + f^2\,\mathbf{S_{xy}} - \mathbf{S_{xy}}}{1+f^2}, \tag{46}$$

$$\mathbf{S_{xx}} = \frac{\mathbf{S_{yx}} + f^2\,\mathbf{S_{xx}} - 2f\,\mathbf{S_{xy}}}{1+f^2}, \tag{47}$$

$$\mathbf{S_{yy}} = \frac{f^2\,\mathbf{S_{yy}} + \mathbf{S_{xx}} + 2f\,\mathbf{S_{yx}}}{1+f^2}. \tag{48}$$

Wir ersetzen zunächst durch die ursprünglichen Variablen

$$\begin{aligned}\mathbf{S_{yy}}\,\mathbf{S_{xx}} - \mathbf{S_{xy}^2} &= \frac{1}{(1+f^2)^2}(S_{yy} + f^2 S_{xx} - 2f S_{xy})(S_{yy} f^2 + S_{xx} + 2f S_{xy}) \qquad (49)\\ &- \frac{1}{(1+f^2)^2}(-f S_{yy} + f S_{xx} + f^2 S_{xy} - S_{xy})^2 = \left[\frac{1}{1+f^2}\right]^2 [(f^2 S_{yy}^2 + S_{yy} S_{xx}\\ &+ 2f S_{yy} S_{xy} + f^4 S_{yy} S_{xx} + f^2 S_{xx}^2 + 2f^3 S_{xx} S_{xy} - 2f^3 S_{yy} S_{xy}\\ &- 2f S_{xx} S_{xy} - 4f^2 S_{xy}) - (f^2 S_{yy}^2 - f^2 S_{yy} S_{xx} - f^3 S_{yy} S_{xy} + f S_{yy} S_{xy}\\ &- f^2 S_{yy} S_{xx} + f^2 S_{xx}^2 + f^3 S_{xx} S_{xy} - f S_{xx} S_{xy} - f^3 S_{yy} S_{xy} + f^3 S_{xx} S_{xy}\\ &+ f^4 S_{xy}^2 - f^2 S_{xy}^2 + f S_{yy} S_{xy} - f S_{xx} S_{xy} - f^2 S_{xy}^2 + S_{xy}^2)]\\ &= \frac{(1+f^2)^2}{(1+f^2)^2}(S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2).\end{aligned}$$

Somit erhalten wir für $\operatorname{tg}\alpha$

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{S_{xy} + t\sqrt{(S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2)\,\frac{1}{N-2}}}{S_{xx}}$$

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{f S_{xx} - f S_{yy} + f^2 S_{xy} - S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{(1+f^2)^2\,(S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2)}}{S_{yy} + f^2 S_{xx} - 2f S_{xy}}. \tag{50}$$

Haben wir also in diesem transformierten System den $\operatorname{tg}\alpha$, im ursprünglichen System aber den Winkel $\operatorname{tg}\alpha$, so gilt, wenn φ der Winkel zwischen der y-Achse des neuen Systems und der x-Achse des alten Systems ist

$$\alpha - \alpha + \varphi = 90° \tag{51}$$

oder

$$\alpha = -90° + \alpha + \varphi$$

oder

$$\operatorname{tg}\alpha = -\operatorname{ctg}\,(\alpha+\varphi) = -\frac{1}{\operatorname{tg}(\alpha+\varphi)} = \frac{\operatorname{tg}\alpha\cdot\operatorname{tg}\varphi - 1}{\operatorname{tg}\alpha + \operatorname{tg}\varphi} = \frac{f\operatorname{tg}\alpha - 1}{\operatorname{tg}\alpha + f}. \tag{52}$$

Erweitern wir den Bruch gleich mit $(S_{yy} + f^2 S_{xx} - 2f S_{xy})$ und setzen $\operatorname{tg}\alpha$ ausgedrückt durch die ursprünglichen Variablen ein, so erhalten wir

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{-f^2 S_{yy} + f^2 S_{xx} - f S_{xy} + f^3 S_{xy} - S_{yy} - f^2 S_{xx} + 2f S_{xy} + f S_{yy} + f^3 S_{xx} - 2f^2 S_{xy} - f S_{yy} + f S_{xx} - S_{xy} + f^2 S_{xy} + f\frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{(1+f^2)^2\,(S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2)}}{+\frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{(1+f^2)^2\,(S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2)}} =$$

$$= \frac{(f^2+1)\left(f S_{xy} - S_{yy} + f\frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}\right)}{(f^2+1)\left(f S_{xx} - S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}\right)}. \tag{53}$$

Wir erhalten also, wenn wir die Abstände in der Richtung f zum Minimum machen

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{f S_{xy} - S_{yy} + f\frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}{f S_{xx} - S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}} \tag{29}$$

Sonderfälle

Regression von y auf x: In diesem Falle ist $\operatorname{tg}\varphi = f = \infty$ also

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{\infty S_{xy} - S_{yy} + \infty\frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}{\infty S_{xx} - S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}$$

$$= \frac{S_{xy} - \frac{S_{yy}}{\infty} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}{S_{xx} - \frac{S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}{\infty}} \tag{16}$$

$$= \frac{S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}}{S_{xx}}.$$

Regression von x auf y: In diesem Falle ist $\operatorname{tg} \varphi = f = 0$ also

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{S_{yy}}{S_{xy} - \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}}. \tag{54}$$

Hauptachse der Verteilung: Um die Hauptachse der Verteilung zu erhalten, müssen wir die Abstände der einzelnen Punkte senkrecht zur gesuchten Geraden zum Minimum machen. Wir haben also die Bedingung $\operatorname{tg} \alpha = -\frac{1}{f}$. Wir können daher $\operatorname{tg} \alpha$ nach (29) bestimmen.

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{-\frac{1}{\operatorname{tg} \alpha} S_{xy} - S_{yy} + \frac{-1}{\operatorname{tg} \alpha} \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}}{\frac{-1}{\operatorname{tg} \alpha} S_{xx} - S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}} =$$

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{S_{xy} + \operatorname{tg} \alpha \, S_{yy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}}{S_{xx} + \operatorname{tg} \alpha \, S_{xy} - \operatorname{tg} \alpha \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}}. \tag{55}$$

Durch Umformen ergibt sich:

$$S_{xx} \operatorname{tg} \alpha + S_{xy} \operatorname{tg}^2 \alpha - \operatorname{tg}^2 \alpha \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}$$

$$- S_{xy} - S_{yy} \operatorname{tg} \alpha - \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2} = 0 \tag{56}$$

oder

$$\operatorname{tg}^2 \alpha \left(S_{xy} - \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2} \right) - (S_{yy} - S_{xx}) \operatorname{tg} \alpha$$

$$- \left(S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2} \right) = 0. \tag{57}$$

Wir erhalten die Normalform der quadratischen Gleichung:

$$0 = \operatorname{tg}^2 \alpha - \frac{S_{yy} - S_{xx}}{S_{xy} - \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}} \operatorname{tg} \alpha$$

$$- \frac{S_{xy}^2 - \frac{t^2}{N-2} (S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2)}{\left(S_{xy} - \frac{t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2} \right)^2}. \tag{58}$$

Für $\operatorname{tg} \alpha$ erhalten wir somit

$$\operatorname{tg} \alpha_{1;2} = \frac{S_{yy} - S_{xx} \pm \sqrt{4 S_{xy}^2 + (S_{yy} - S_{xx})^2 - \frac{4 t^2}{N-2} (S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2)}}{2 S_{xy} - \frac{2 t}{\sqrt{N-2}} \sqrt{S_{yy} S_{xx} - S_{xy}^2}}. \tag{59}$$

Durch eine entsprechende Rechnung finden wir für f ein Ergebnis, das mit (59) übereinstimmt. Wir können daher schreiben:

$$f_{1;2} = \operatorname{tg} \alpha_{2;1} \tag{60}$$

mit $\operatorname{tg} \alpha_{1;2}$ erhalten wir den Anstieg der großen und der kleinen Achse der Verteilung.

Steigung der reduzierten Hauptachse der Verteilung:

Trägt man die einzelnen x- und y-Werte in einem System auf, in dem $\mathbf{x} = \frac{x}{\sigma_x}$ und $\mathbf{y} = \frac{y}{\sigma_y}$, so erhält man für die Hauptachse der Verteilung in diesem System

$$\operatorname{tg} \boldsymbol{\alpha} = \frac{\sigma_{\mathbf{y}}^2 - \sigma_{\mathbf{x}}^2 \pm \sqrt{4\,\sigma_{\mathbf{xy}}^2 + (\sigma_{\mathbf{y}}^2 - \sigma_{\mathbf{x}}^2)^2}}{2\,\sigma_{\mathbf{xy}}}$$

$$= \frac{\frac{\sigma_y^2}{\sigma_y^2} - \frac{\sigma_x^2}{\sigma_x^2} \pm \sqrt{4\,\frac{\sigma_{xy}^2}{\sigma_x\,\sigma_y} + \left(\frac{\sigma_y}{\sigma_y^2} - \frac{\sigma_x^2}{\sigma_x^2}\right)^2}}{\frac{2\,\sigma_{xy}}{\sqrt{\sigma_x\,\sigma_y}}} = 1 = \operatorname{tg} \boldsymbol{\alpha}\,. \tag{61}$$

Haben wir in diesem System die Hauptachse als

$$\mathbf{y} = \mathbf{x} \cdot \operatorname{tg} \boldsymbol{\alpha} = \mathbf{x}, \tag{62}$$

so haben wir nach einer Rücktransformierung ins normale Achsensystem:

$$\frac{y}{\sigma_y} = \frac{x}{\sigma_x} \quad \text{oder} \quad y = \frac{\sigma_y}{\sigma_x} x, \text{ die „reduzierte Hauptachse“.} \tag{63}$$

Im reduzierten System machten wir die Abstände in der Richtung $f = (-1)$ zum Minimum, im normalen System also in der Richtung $f = \left(-\frac{\sigma_y}{\sigma_x}\right)$. Daraus folgt, daß $\operatorname{tg} \alpha = -f$ ist und somit

$$(-f) = \frac{f\,S_{xy} - S_{yy} + f\,\frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2}}{f\,S_{xx} - S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2}}. \tag{64}$$

Durch Umformen ergibt sich:

$$f^2\,S_{xx} - S_{yy} + 2f\,\frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2} = 0\,. \tag{65}$$

Daraus folgt

$$f_{1;2} = -\frac{t}{S_{xx}}\sqrt{\frac{S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2}{N-2}} \begin{matrix} +_1 \\ -_2 \end{matrix} \sqrt{\frac{t^2(S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2)}{(N-2)\,S_{xx}^2} + \frac{S_{yy}}{S_{xx}}}. \tag{66}$$

Diese Werte ergeben also, da $\operatorname{tg} \alpha = -f$ ist:

$$\operatorname{tg} \alpha_{1;2} = \frac{t}{S_{xx}}\sqrt{\frac{S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2}{N-2}} \begin{matrix} -_1 \\ +_2 \end{matrix} \sqrt{\frac{t^2(S_{yy}\,S_{xx} - S_{xy}^2)}{(N-2)\,S_{xx}^2} + \frac{S_{yy}}{S_{xx}}}. \tag{67}$$

Die besten Schätzwerte für den Anstieg der angeführten Geraden erhält man, wenn man $t = 0$ setzt (also (17); (24); (25); (26);), die Vertrauensgrenzen für die Wahrscheinlichkeit, daß nur noch das P-fache aller möglichen Werte für $\operatorname{tg} \alpha$ außerhalb der bestimmten Grenzen liegt, erhält man, wenn man in der t-Tabelle für die entsprechenden P-Werte die t-Werte mit $(N-2)$ Freiheitsgraden ermittelt und in die Formel einsetzt.

Bei der Prüfung der Linearität wandeln wir ebenfalls eine Methode der Regressionsrechnung ab.

Zunächst teilt man die zweidimensionale Verteilung in M Klassen, deren Grenzen im gedrehten System die Steigung ∞ haben und im ursprünglichen System also die Stei-

gung f. Dann berechnet man in jeder der M Klassen ($j = 1$ bis M) aus den enthaltenen N_j Wertepaaren y_{jk}, x_{jk} den Mittelpunkt der Klasse als

$$M_j(\bar{y}_j; \bar{x}_j). \tag{68}$$

Und zwar ist also

$$\bar{y}_j = \frac{\sum_{k=1}^{N_j} y_{jk}}{N_j} \quad \text{und} \quad \bar{x}_j = \frac{\sum_{k=1}^{N_j} x_{jk}}{N_j}. \tag{69}$$

Die erhaltenen Werte werden dann graphisch aufgetragen. Liegen sie offensichtlich mehr zufällig einmal über einmal unter der erhaltenen Geraden, so kann man schon annehmen, daß keine gewichtigen Gründe vorliegen, die gegen eine Linearität sprechen. Läßt dagegen bereits die Anordnung der Punkte einen Kurvenzug vermuten, so ist die Prüfung durchzuführen. Es sei darauf hingewiesen, daß „Knicke" in den errechneten Geraden bei größenabhängigen Proportionsverschiebungen unwahrscheinlich sind; man sollte in solchen Fällen zunächst die Klassenmitten berechnen, die meist hinreichend genau die Art der Proportionsänderungen zeigen. Um mehr Punkte als bei einer einfachen Klassenbildung zu erhalten, kann man z. B. die Klassengrenzen so legen, daß sie jeweils einen bestimmten ganzzahligen Anteil $\left(\text{z. B. } \frac{1}{4} \text{ oder } \frac{1}{6} \text{ oder } \frac{1}{10}\right)$ aller Werte umschließen. Enthält eine solche Klasse N_p-Werte, so erhielte man $(N - N_p + 1)$ Klassen und Klassenmitten. Die j-te Klasse enthielte dann die Werte $\mathbf{x}_j$ bis $\mathbf{x}_{j+N_p-1}$, wobei $\mathbf{x}_i < \mathbf{x}_{i+1}$ sein soll.

Haben wir unsere Verteilung so gedreht, daß sie in einem System liegt, in dem die y-Achse die Richtung von f hat, so haben die Klassengrenzen die Steigung ∞. Wir können somit (18) anwenden. Dem Punkt $\mathbf{y}_j$ entspricht der Mittelpunkt, der in der j-ten Klasse liegenden Strecke der zu untersuchenden Geraden; zu ihm gehört daher im alten System das Wertepaar X_j, Y_j. Nach (45) können wir jetzt schreiben, wenn $\text{const} = \frac{\pm 1}{\sqrt{1+f^2}}$ ist,

$$\mathbf{Y}_j = \text{const}\,(f\,Y_j + X_j) \tag{70}$$

$$\bar{\mathbf{y}}_j = \text{const}\,(f\,\bar{y}_j + \bar{x}_j) \tag{71}$$

$$\mathbf{y}_{jk} = \text{const}\,(f\,y_{jk} + x_{jk}) \tag{72}$$

$$\bar{\mathbf{y}}_j - \mathbf{Y}_j = \text{const}\,[f(\bar{y}_j - Y_j) + (\bar{x}_j - X_j)] \tag{73}$$

$$\mathbf{y}_{jk} - \bar{\mathbf{y}} = \text{const}\,[f(y_{jk} - \bar{y}_j) + (x_{jk} - \bar{x}_j)] \tag{74}$$

Setzen wir diese Werte in (18) ein, so erhalten wir:

$$F = \frac{\sum_{j=1}^{M} N_j\,[f(\bar{y}_j - Y_j) + (\bar{x}_j - X_j)]^2}{\sum_{j=1}^{M}\sum_{k=1}^{N_j}[f(y_{jk} - \bar{y}_j) + (x_{jk} - \bar{x}_j)]^2} \cdot \frac{N-M}{M-2} \tag{34}$$

$$= \frac{N-M}{M-2} \cdot \frac{f^2 \sum_{j=1}^{M} N_j(\bar{y}_j - Y_j)^2 + 2f \sum_{j=1}^{M} N_j(y_j - Y_j)\,(\bar{x}_j - X_j) + \sum_{j=1}^{M} N_j(\bar{x}_j - X_j)^2}{\sum_{j=1}^{M}\left[f^2 \sum_{k=1}^{N_j}(\mathrm{y}_{jk} - \bar{y}_j)^2 + 2f \sum_{k=1}^{N_j}(y_{jk} - \bar{y}_j)\,(x_{jk} - \bar{x}_j) + \sum_{k=1}^{N_j}(x_{jk} - \bar{x}_j)^2\right]}$$

Dabei kann man die Sicherheitspunkte für F mit $n_1 = M - 2$, $n_2 = N - M$ Freiheitsgraden der F-Tabelle (s. Lehrbücher) entnehmen. Auch in den Fällen, in denen die Richtung, in der man die Abstände zum Minimum macht, mit einem Schätzfehler versehen ist, wie bei der reduzierten Hauptachse und der Hauptachse der Verteilung, kann man mehr oder weniger genau mit dieser Methode die Linearität prüfen. Außerdem kann man, wenn man die Linearität der beiden Regressionsgeraden gesichert hat, auch annehmen, daß die zwischen beiden liegenden Werte der Hauptachse und der reduzierten Hauptachse linear sind.

Es lassen sich auch nichtlineare Linien der Proportionsverschiebungen bestimmen. Da sich aber dann auch die Richtung f ändert, in der die Abstände zum Minimum gemacht werden, werden die Rechnungen sehr kompliziert. Meist wird man aber mit einem als konstant betrachteten f die Linien nach den üblichen Formeln für nicht lineare Regressionen (s. Lehrbücher) bestimmen können. Man benutzt in diesen Formeln $\mathbf{x}$ und $\mathbf{y}$, die man nach (45) erhält. Erhält man schließlich z. B. eine Formel von der Art

$$\mathbf{y} = b_1 \mathbf{x} + b_2 \mathbf{x}^2 + b_3 \mathbf{x}^3,$$

so ersetzt man darin $\mathbf{x}$ und $\mathbf{y}$ nach (45) und bringt die Gleichung in die Normalform:

$$e_1 x^3 + e_2 x^2 y + e_3 x y^2 + e_4 y^3 + e_5 x^2 + e_6 x y + e_7 y^2 + e_8 x + e_9 y + e_{10} = 0$$

Es bleiben jetzt noch die Prüfungsmethoden für den Unterschied zweier Anstiege zu entwickeln. Hierzu drehen wir ebenfalls unsere Achsen so, daß die $\mathbf{y}$-Achse des neuen Systems die Steigung f hat. Handelt es sich bei den Steigungen f_1 und f_2 um Schätzwerte aus zwei Stichproben, so berechnen wir erst eine neue Steigung f für beide Stichproben. Dazu wird eine der Verteilungen so parallel verschoben, daß ihr Mittelpunkt mit dem der anderen Verteilung zusammenfällt. Wir behandeln dann die beiden Stichproben so, als seien sie eine Stichprobe, und berechnen für sie die Steigung f sowie den Wert, den wir erhalten, wenn wir die Abstände in der Richtung f zum Minimum machen. Darauf berechnen wir

$$(1 + f^2)\,{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xy}} = f_1 S_{xx} - f_1 S_{yy} + f^2{}_1 S_{xy} - {}_1S_{xy} = {}_1Z_{xy}, \tag{75}$$

$$(1 + f^2)\,{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xx}} = {}_1S_{yy} + f^2\,{}_1S_{xx} - 2f\,{}_1S_{xy} = {}_1Z_{xx}, \tag{76}$$

$$(1 + f^2)\,{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{yy}} = f^2\,{}_1S_{yy} + {}_1S_{xx} + 2f\,{}_1S_{xy} = {}_1Z_{yy}, \tag{77}$$

$$(1 + f^2)\,{}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xy}} = f\,{}_2S_{xx} - f\,{}_2S_{yy} + f^2\,{}_2S_{xy} - {}_2S_{xy} = {}_2Z_{xy}, \tag{78}$$

$$(1 + f^2)\,{}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xx}} = {}_2S_{yy} + f^2\,{}_2S_{xx} - 2f\,{}_2S_{xy} = {}_2Z_{xx}, \tag{79}$$

$$(1 + f^2)\,{}_2\mathbf{S}_{\mathbf{yy}} = f^2\,{}_2S_{yy} + {}_2S_{xx} + 2f\,{}_2S_{xy} = {}_2Z_{yy}. \tag{80}$$

Die erhaltenen Werte für ${}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xy}}$, ${}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xy}}$, ${}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xy}}$, ${}_2\mathbf{S}_{\mathbf{yy}}$, ${}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xx}}$, ${}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xy}}$ setzen wir in die folgende Formel ein

$$t = \frac{\left(\dfrac{{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xy}}}{{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xx}}} - \dfrac{{}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xy}}}{{}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xx}}}\right)\sqrt{\dfrac{{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xx}}\,{}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xx}}}{{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xx}} + {}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xx}}}}}{\sqrt{\dfrac{{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{yy}} + {}_2\mathbf{S}_{\mathbf{yy}} - \dfrac{{}_1\mathbf{S}^2_{\mathbf{xy}}}{{}_1\mathbf{S}_{\mathbf{xx}}} - \dfrac{{}_2\mathbf{S}^2_{\mathbf{xy}}}{{}_2\mathbf{S}_{\mathbf{xx}}}}{{}_1N + {}_2N - 4}}}. \tag{81}$$

Man sieht leicht, daß man auch immer die mit $(1 + f^2)$ multiplizierten Werte verwenden kann, die wir als ${}_1Z_{xy}$, ${}_1Z_{xx}$, ${}_1Z_{yy}$, ${}_2Z_{xy}$, ${}_2Z_{xx}$, ${}_2Z_{yy}$ bezeichnen wollen. Für die reduzierte Hauptachse und die Hauptachse sowie alle Geraden, die erhalten werden, wenn man die Abstände in einer aus der Stichprobe geschätzten Richtung zum Minimum macht, ist diese Methode nicht völlig exakt, bei nicht zu kleinem r, aber ausreichend.

Zweidimensionale Verteilungen und divariate Analysen bei größenabhängigen Proportionsänderungen

Bei der zweidimensionalen Verteilung können wir annehmen, daß die einzelnen Werte durch die Wirkung von Vektoren vom Mittelpunkt aus, den wir als Norm betrachten, entfernt werden. In einem System mit den Achsen x und y haben wir den Mittelpunkt $M(\bar{x}, \bar{y})$ und als Einzel-

werte $E_i(x_i, y_i)$. Es hat dann der Vektor $\overrightarrow{ME}$ gewirkt. Als relatives Maß für den Betrag des Vektors können wir berechnen:

$$\overrightarrow{ME} = \sqrt{(x_i - \bar{x})^2 + (y_i - \bar{y})^2}.$$

Wünschen wir die Richtung des Vektors, so berechnen wir

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{y_i - y}{x_i - \bar{x}}.$$

Möchten wir einen Schätzwert für die mittlere Stärke und Richtung der Vektoren bestimmen, so bestimmen wir die Wendeellipse oder die Richtung je zweier entgegengesetzter Resultierender die einander aufheben und die die größten und kleinsten möglichen Resultierenden darstellen; dies führt zur Hauptachse und Nebenachse der Verteilung.

Wodurch wird nun aber die Variabilität in Richtung und Stärke der Vektoren bedingt? Zunächst ist klar, daß die Variabilität der Einzelmaße vom Verlauf der entwicklungsphysiologischen Vorgänge abhängt. Sind diese sehr starr und einheitlich, so wird die Variabilität gering, sind sie sehr unterschiedlich, so wird auch die Variabilität groß. Entwicklungsphysiologische Vorgänge, die sehr starr und einheitlich sind, können als genetisch recht stabil betrachtet werden. Eine größere Variabilität deutet dagegen darauf hin, daß die entwicklungsphysiologischen Vorgänge einen größeren Spielraum haben, der, wenn er durch genetische oder auch Umwelteinflüsse beansprucht wird, eben in der größeren Variabilität zum Vorschein kommt.

Erhalten wir zweidimensionale Grundverteilungen mit Kreisen gleicher Häufigkeit im standardisierten System, so können wir annehmen, 1. daß die Vektoren, die auf x wirken, nicht auf y wirken und die Vektoren, die auf y wirken, keinen Einfluß auf x haben oder biologisch, daß die entwicklungsphysiologischen Vorgänge, die die Variabilität von x bedingen, weitgehend unabhängig von denen sind, die die Variabilität von y hervorrufen, oder 2. daß die Vektoren, die gemeinsam auf x und y wirken, zur Hälfte etwa zu gleichgerichteten Veränderungen von x und y führen, zur Hälfte aber zu entgegengesetzten Änderungen von x und y. Das Entsprechende gilt dann natürlich auch von den Entwicklungsvorgängen, die die Variabilität hervorrufen.

Erhalten wir in der zweidimensionalen Grundverteilung Hauptachsen mit Steigungen, deren Steigungswinkel gesichert von 0 und ∞ verschieden sind, so zeigt das, daß Vektoren bestehen, die sowohl auf die Variabilität des Maßes x als auch auf die des Maßes y wirken. Dies zeigt also, daß die Variabilität von x und y auch von entwicklungsphysiologischen Vorgängen bedingt wird, die bei der Ausformung beider gemessener Strukturen mitwirken. Sie können dabei mehr oder weniger stark auf das Maß x bzw. y wirken und durch funktionale oder funktionelle Zusammenhänge über das Maß x bzw. y auf das Maß y bzw. x wirken (direkte Korrelation zwischen x und y), aber auch direkt ihre Wirkungen am Maß x und y entfalten (indirekte Korrelation zwischen x und y).

Wenn man sich nun vorstellt, daß die zweidimensionalen Verteilungen völlig standardisiert werden, d. h., daß man die Einzelwerte in einem System betrachtet, in dem die Standardabweichungen in jeder Richtung gleich groß sind, so kann man sagen, daß die Abweichungen in jeder Richtung gleich bedeutungsvoll sind. Hat man andere Populationen mit gleicher Streuung aber unterschiedlicher Lage der Mittelpunkte und weichen die Mittelpunkte gleich stark von der Vergleichspopulation in irgendeiner Richtung ab, so kann man sagen, daß bei all diesen Populationen gleich bedeutungsvolle Änderungen in der Reaktionsnorm eingetreten sind. Die Abstände in diesem System bezeichnet man als „verallgemeinerte Abstände". Populationen mit gleichen verallgemeinerten Abständen von der Population A liegen dann bei bivariaten Analysen im ursprünglichen System auf Ellipsen (bei trivariaten auf Ellipsoiden, bei multivariaten auf Hyperellipsoiden) gleicher Häufigkeit um den Mittelpunkt von A verteilt. Die rechnerischen Verfahren sind hinreichend bei Linder und Weber geschildert. (Für das lineare Trennverfahren und den linearen verallgemeinerten Abstand sei nur erwähnt, daß man die Abstände in Richtung einer Geraden durch die Mittelpunkte zweier Populationen zum Minimum macht und dadurch bei univariaten Analysen einen Punkt, bei divariaten eine Gerade, trivariaten eine Fläche, 4-variaten einen Raum usw. erhält. Die Abstände von diesem Punkt, dieser Geraden, dieser Fläche, diesem Raum usw. in der Richtung f, in der die Abstände zum Minimum gemacht wurden, sind die Trennwerte. Die Trennwerte werden „gewogen", indem man sie durch die Streuung der beiden Verteilungen in der Richtung f um ihren Mittelpunkt dividiert. Dadurch erhält man auch den verallgemeinerten Abstand. Vergleicht man mehrere Populationen, so wählt man meist andere Methoden. Es ist aber besser, jede Population mit jeder anderen gesondert zu vergleichen, es sei denn, daß das Material zu gering ist. Man hat nämlich bei p Variablen die Abstände von einem $(p-1)$-dimensionalen ebenen Gebilde zu bestimmen, das durch p Punkte bestimmt wird, so daß man nur noch $(N-p)$ Freiheitsgrade hat. Berechnet man bei 25 Individuen unter Verwendung von 25 Variablen eine Trennformel, so ist der erhaltene Wert mit 0 Freiheitsgraden rein zufällig).

Die bisherigen allometrischen Untersuchungen scheinen nun aber zu zeigen, daß sich die Mittelpunkte der Verteilungen nah verwandter Formen bei unterschiedlicher Größe mehr oder weniger auf Geraden bewegen. Dies scheint darauf hinzuweisen, daß sich bei einer Änderung der Größe mehrere gleichgerichtete Vektoren, also auf beide Maße einwirkende Entwicklungsvorgänge, annähernd gleichmäßig ändern, daß also an ihnen Änderungen erheblich leichter möglich sind als an anderen entwicklungsphysiologischen Vorgängen. Treten nur Änderungen in Richtung dieser Vektoren auf, so kann man diese Änderungen als weniger wesentlich bezeichnen als Änderungen, die die Verteilungen in andere Richtungen verschieben.

Die Bestimmung des durchschnittlichen Vektors, der uns die Richtung der Proportionsänderungen anzeigt, die bei Größenänderungen auftreten, bereitet allerdings erhebliche Schwierigkeiten. Methoden zur angenäherten Berechnung von Schätzwerten der Richtung des Vektors der latenten größenunabhängigen Proportionsänderungen sowie zur Ermittlung ihrer Vertrauensgrenzen wurden bereits diskutiert und z. T. abgeleitet.

Um die Wirkung des Vektors der Größenänderungen bestimmen zu können, müssen wir uns zunächst eine Grundgesamtheit vorstellen, die den gleichen Betrag dieses Vektors hat, die also die gleiche „Größe" hat, d. h. eine Gesamtheit, bei der die größensteigernden entwicklungsphysiologischen Einflüsse gleichartig sind, die anderen Einflüsse dagegen in allen möglichen Kombinationen in bestimmten Häufigkeiten auftreten. Haben wir nun die Mittelpunkte mehrerer solcher Verteilungen, so wird es möglich, zu sagen, in welcher Richtung die einzelnen Werte der größenunabhängigen Verteilung bei Änderungen des Betrages des gesuchten Vektors, also der größensteigernden Einflüsse, verschoben werden. Eine direkte Bestimmung der größenunabhängigen Verteilung ist nicht möglich. Stellen wir uns aber vor, daß auf ein weiteres Maß z ebenfalls die entwicklungsphysiologischen Prozesse der Größenänderungen wirken, dieses Maß aber nur über sie mit unseren beiden Ausgangsmaßen x und y verbunden ist und die „größenunabhängige" Variabilität des Maßes z von x und y unabhängig ist, so können wir die Werte bestimmen, die wir für x und y bei einem bestimmten Wert von z erhalten. Die Mittelpunkte aller jener Verteilungen, die sich aus jenen Kombinaten (x_i, y_i) zusammensetzen, die jeweils zu dem gleichen Wert von z gehören, geben uns bei großem Umfang die Möglichkeit festzustellen, wie bei einer Änderung des Betrages des durchschnittlichen größensteigernden Vektors $\vec{v}$ sich die einzelnen Punkte $P_i(x_i, y_i)$ verschieben; denn obwohl verschiedene Werte $|\vec{v}|$ den Wert z liefern, gehört zu einem Wert z durchschnittlich ein bestimmter Betrag von $\vec{v}$, der mit zunehmendem z steigt. Bei linearem Zusammenhang gilt, wenn wir $|\vec{v}|$ einfach mit v bezeichnen

$$V = \frac{S_{zv}}{S_{zz}}(z - \bar{z}) + \bar{v}. \tag{82}$$

Um diesen Wert V sind die Werte v_i, die tatsächlich zu z führten, normal verteilt, aber sie streuen umso geringer gegenüber der Gesamtstreuung von v, je stärker v und z korreliert sind. Zu jedem der möglichen v_i gehört ein Durchschnittskombinat von x und y, zum Durchschnitt dieser v_i, also zu V gehört auch der Durchschnitt dieser Kombinate, also der Mittelpunkt einer Verteilung von x und y bei gleichem Wert von z.

Bei linearen Abhängigkeiten gilt

$$X = \frac{S_{xv}}{S_{vv}}(v - \bar{v}) + \bar{x} \tag{83}$$

und

$$Y = \frac{S_{yv}}{S_{vv}}(v - \bar{v}) + \bar{y} \tag{84}$$

sowie, wenn wir für $(v - v)$ einen gleichgroßen Wert $(V - \bar{v})$ aussuchen, indem wir (82) in (83) und (84) einsetzen

$$X = \frac{\frac{S_{zv}}{S_{zz}} S_{xz}}{\frac{S_{zv}^2}{S_{zz}^2} S_{zz}} \frac{S_{zv}}{S_{zz}} (z_i - \bar{z}) + \bar{x} = \frac{S_{xz}}{S_{zz}}(z_i - \bar{z}) + \bar{x}. \tag{85}$$

Entsprechend erhalten wir für y

$$Y = \frac{S_{yz}}{S_{zz}}(z_i - \bar{z}) + \bar{y}\,. \tag{86}$$

Für einen bestimmten Wert v_j oder einen gleichgroßen Wert V_j erhalten wir somit

$$X_j - \bar{x} = \frac{S_{xv}}{S_{vv}}(v_j - \bar{v}) = \frac{S_{xv}}{S_{vv}}(V_j - \bar{v}) = \frac{S_{xz}}{S_{zz}}(z_j - \bar{z}) \tag{87}$$

$$Y_j - \bar{y} = \frac{S_{yz}}{S_{vv}}(v_j - \bar{v}) = \frac{S_{yv}}{S_{vv}}(V_j - \bar{v}) = \frac{S_{yz}}{S_{zz}}(z_j - \bar{z})\,. \tag{88}$$

Die zu irgendeinem Wert z_j gehörigen Werte X_j und Y_j liegen alle auf derselben Geraden

$$y = \frac{Y_j - Y_{j+1}}{X_j - X_{j+1}}(x - \bar{x}) + \bar{y} = \frac{(S_{yz}/S_{zz})(z_j - z_{j+1})}{(S_{xz}/S_{zz})(z_j - z_{j+1})}(x - \bar{x}) + \bar{y}\,. \tag{89}$$

Somit ist $\operatorname{tg}\alpha = S_{yz}/S_{xz}$ und die Gleichung der gewünschten Geraden

$$y = \frac{S_{yz}}{S_{xz}}(x - \bar{x}) + \bar{y}. \tag{90}$$

Um f für die Prüfung auf Linearität nach (34) zu bestimmen, setzen wir in (29) $\operatorname{tg}\alpha$ ein. Wir erhalten also

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{f S_{xy} - S_{yy}}{f S_{xx} - S_{xy}} \tag{29}$$

und daher

$$\operatorname{tg}\alpha\, f S_{xx} - S_{xy} \operatorname{tg}\alpha = f S_{xy} - S_{yy},$$

$$(S_{xx} \operatorname{tg}\alpha - S_{xy}) f = S_{xy} \operatorname{tg}\alpha - S_{yy},$$

$$f = \frac{S_{xy} \operatorname{tg}\alpha - S_{yy}}{S_{xx} \operatorname{tg}\alpha - S_{xy}}. \tag{28}$$

Wollen wir den Unterschied zweier Geraden prüfen, so legen wir die Mittelpunkte beider Verteilungen durch Verschieben auf den Nullpunkt zusammen und berechnen zunächst eine Gerade unter der Annahme, daß beide Verteilungen identisch sind. Diese hat dann also die Steigung

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{{}_1S_{yz} + {}_2S_{yz}}{{}_1S_{xz} + {}_2S_{xz}}.$$

Für f erhalten wir also

$$f = \frac{\frac{{}_1S_{yz} + {}_2S_{yz}}{{}_1S_{xz} + {}_2S_{xz}}({}_1S_{xy} + {}_2S_{xy}) - ({}_1S_{yy} + {}_2S_{yy})}{\frac{{}_1S_{yz} + {}_2S_{yz}}{{}_1S_{xz} + {}_2S_{xz}}({}_1S_{xx} + {}_2S_{xx}) - ({}_1S_{xy} + {}_2S_{xy})}.$$

Die Prüfung führen wir dann nach (75) bis (81) durch.

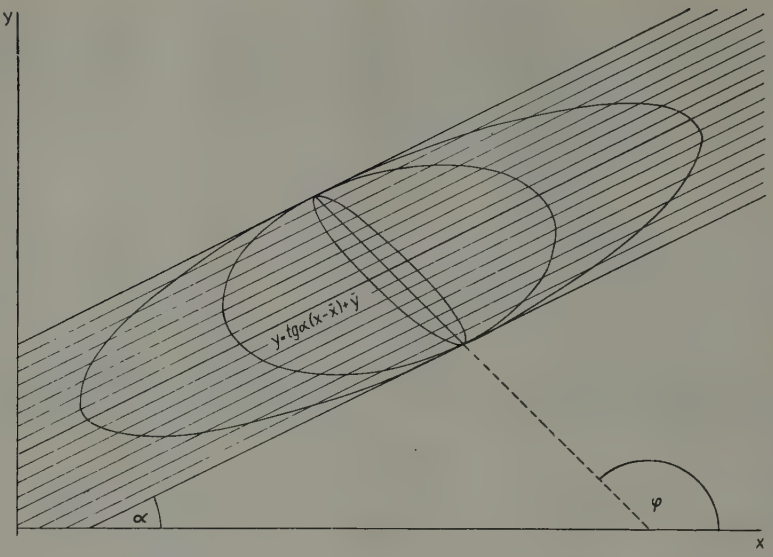


Abb. 5. Beispiel für den Zusammenhang von $f = \operatorname{tg}\varphi$ und $\operatorname{tg}\alpha$. In den drei eingezeichneten Wendeellipsen haben die zugeordneten Durchmesser $y = \operatorname{tg}\alpha(x - \bar{x}) + \bar{y}$ und $y = \operatorname{tg}\varphi(x - \bar{x}) + \bar{y}$ jeweils gleiche Steigung. Durch Vergrößerung der Variabilität der Größe wird aus der innersten größenunabhängigen Ellipse zunächst eine Ellipse mit geringer und schließlich eine mit starker Variabilität der Größe [vgl. Ableitung von (21)]. Weiterhin kann man sich die Ellipsen mit starker Größenvariabilität aus größenunabhängigen Ellipsen zusammengesetzt denken, deren jeweilige Häufigkeiten über dem Mittelpunkt zu einer Normalverteilung über $y = \operatorname{tg}\alpha(x - \bar{x}) + \bar{y}$ führt. Bei Verschiebung der einzelnen Ellipsen längs der Geraden $y = \operatorname{tg}\alpha(x - \bar{x}) + \bar{y}$ bleibt f unverändert. Die Regressionsgeraden, Hauptachsen und reduzierten Hauptachsen weichen von der tatsächlichen Allometriegeraden $y = \operatorname{tg}\alpha(x - \bar{x}) + \bar{y}$ ab. Man kann sie sich leicht eingezeichnet denken, da 1. die Regressionsgerade von y auf x durch den Mittelpunkt und den Berührungspunkt einer zur y-Achse parallelen Tangente der Wendeellipse läuft, 2. die Regressionsgerade von x auf y durch den Mittelpunkt und den Berührungspunkt einer zur x-Achse parallelen Tangente der Wendeellipse zieht und 3. die reduzierte Hauptachse durch den Mittelpunkt und den Schnittpunkt der beiden eben erwähnten Tangenten festgelegt wird. Man sieht, daß sie mit zunehmender Größenvariabilität ebenso wie die Hauptachse auf die Allometriegerade zustreben (vgl. S. 30. Vergleiche auch die Tabelle).

Eine weitere Methode können wir entwickeln, wenn wir bedenken, daß wir in den größenunabhängigen Verteilungen zugeordnete Durchmesser erhalten, wenn wir die Abstände in der Richtung der gesuchten Geraden zum Minimum machen, andererseits erhalten wir wieder die Gerade, wenn wir die Abstände in der Richtung dieser zugeordneten Durchmesser zum Minimum machen. Nach den hier entwickelten Vorstellungen setzt sich irgendeine zweidimensionale Verteilung, die beim Vergleich zweier Maße erhalten wird, aus vielen größenunabhängigen Verteilungen zusammen, die sich nur in der Lage ihrer Mittelpunkte unterscheiden. Machen wir also die Abstände in Richtung einer Geraden, auf der die Mittelpunkte liegen, zum Minimum, so müssen wir in den einzelnen größenunabhängigen Verteilungen wie in der Gesamtverteilung den gleichen Anstieg für die zugeordneten Durchmesser erhalten. Dieser Anstieg muß sowohl in einer Verteilung mit starker als auch mit geringer Größenvariabilität erhalten werden. Nehmen wir nun an, wir hätten in

einer Verteilung mit großer Größenvariabilität $\operatorname{tg} \alpha_A$, in einer Verteilung mit geringer Größenvariabilität $\operatorname{tg} \alpha_B$, so muß $\operatorname{tg} \alpha_A = \operatorname{tg} \alpha_B$ sein, wenn die gleichen Größeneinflüsse vorhanden sind.

Dann gilt aber

$$\operatorname{tg} \alpha_A = \frac{f\,{}_AS_{xy} - {}_AS_{yy}}{f\,{}_AS_{xx} - {}_AS_{xy}} =$$

$$\operatorname{tg} \alpha_B = \frac{f\,{}_BS_{xy} - {}_BS_{yy}}{f\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{xy}}$$

oder

$$f^2\,{}_AS_{xy}\,{}_BS_{xx} - f\,{}_AS_{yy}\,{}_BS_{xx} - f\,{}_AS_{xy}\,{}_BS_{xy} + {}_AS_{yy}\,{}_BS_{xy}$$
$$= f^2\,{}_BS_{xy}\,{}_AS_{xx} - f\,{}_BS_{yy}\,{}_AS_{xx} - f\,{}_BS_{xy}\,{}_AS_{xy} + {}_BS_{yy}\,{}_AS_{xy}$$

oder

$$f^2({}_AS_{xy}\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{xy}\,{}_AS_{xx}) - f({}_AS_{yy}\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{yy}\,{}_AS_{xx}) + ({}_AS_{yy}\,{}_BS_{xy} - {}_BS_{yy}\,{}_AS_{xy}) = 0$$

oder

$$0 = f^2 - f\frac{{}_AS_{yy}\,{}_AS_{xx} - {}_BS_{yy}\,{}_AS_{xx}}{{}_AS_{xy}\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{xy}\,{}_AS_{xx}} + \frac{{}_AS_{yy}\,{}_BS_{xy} - {}_BS_{yy}\,{}_AS_{xy}}{{}_AS_{xy}\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{xy}\,{}_AS_{xx}}$$

also (21)

$$f = \frac{1}{2}\frac{{}_AS_{yy}\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{yy}\,{}_AS_{xx} \pm \sqrt{({}_AS_{yy}\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{yy}\,{}_AS_{xx})^2 - 4\,({}_AS_{yy}\,{}_BS_{xy} - {}_BS_{yy}\,{}_AS_{xy})\,({}_AS_{xy}\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{xy}\,{}_AS_{xx})}}{{}_AS_{xy}\,{}_BS_{xx} - {}_BS_{xy}\,{}_AS_{xx}}.$$

Einer der f-Werte gibt uns die Steigung der Geraden, der andere meist einen sehr ungenauen Schätzwert für f. Daß einer der f-Werte der Wert für die Steigung der Geraden sein muß, leuchtet ein, wenn man sich überlegt, daß man, wenn man die Abstände in der Richtung der Geraden zum Minimum macht, gleichgerichtete Durchmesser in den verglichenen Verteilungen erhalten muß, die Bedingung $\operatorname{tg} \alpha_A = \operatorname{tg} \alpha_B$ also auch erfüllt ist. Theoretisch läßt sich diese Methode (II) auch so anwenden, daß man die Verteilungen mehrerer gesonderter Gruppen so verschiebt, daß ihre Mittelpunkte zusammenfallen, und daß man dann diese neue Verteilung mit einer weiteren Verteilung vergleicht, die man erhält, wenn man diese Verschiebungen nicht vornimmt und alle Werte als aus einer Gesamtheit stammend betrachtet (z. B. gesonderte Zuchtgruppen von Pudeln, nämlich Zwergpudel, Mittelpudel, Großpudel usw.).

Bei diesen Methoden muß allerdings anschließend geprüft werden, ob man, wenn man die Abstände in den Einzelgruppen in der Richtung f

$$f = \frac{\operatorname{tg} \alpha\,({}_AS_{xy} + {}_BS_{xy}) - ({}_AS_{yy} + {}_BS_{yy})}{\operatorname{tg} \alpha\,({}_AS_{xx} + {}_BS_{xx}) - ({}_AS_{xy} + {}_BS_{xy})}$$

zum Minimum macht, die erhaltenen $\operatorname{tg} \alpha'_A$ und $\operatorname{tg} \alpha'_B$ usw. signifikant verschieden sind, sowie ob wirklich Linearität vorliegt. Sind $\operatorname{tg} \alpha'_A$ und $\operatorname{tg} \alpha'_B$ signifikant verschieden oder ist die Abweichung von der Linearität signifikant, so darf die Methode nicht angewandt werden.

Sind diese zwei Methoden nicht anwendbar, so hat man irgendeine größenunabhängige Verteilung anzunehmen, von der es wahrscheinlich ist, daß sie sich von der tatsächlichen Verteilung am wenigsten unterscheidet. Nähme man die Regressionsgeraden, so würde man also annehmen, daß das eine Maß streng funktional mit dem Größeneinfluß zusammenhängt und nur das andere größenunabhängig variiert. Den

geringsten Fehler aber macht man, wenn man annimmt, daß beide Maße gleich stark größenunabhängig variieren. Die Hauptachse der Verteilung könnte bei korrelierter größenunabhängiger Variabilität grundsätzlich in irgendeiner Richtung liegen; man macht also den geringsten Fehler, wenn man annimmt, daß die Verteilung der Wertepaare der größenunabhängigen Verteilung in jeder Richtung vom Mittelpunkt dieser Verteilung gleichartig ist. D. h. also: man nimmt zweckmäßigerweise eine größenunabhängige Verteilung an, in der $r = 0$ ist. Dann erhält man Kreise gleicher Häufigkeit, bei denen natürlich der zugeordnete Durchmesser auf der gewünschten Geraden senkrecht steht. Daher ist es sinnvoll, die Hauptachse der Verteilung zu berechnen.

Man erhält aber bei Skalen, die nicht im gleichen Maßstab geteilt sind, unterschiedliche Werte für die Steigung der Hauptachse. Bei logarithmierten Werten fällt diese Schwierigkeit fort. Trotzdem ergeben sich aber dort andere Schwierigkeiten, die ebenfalls zur Vorsicht beim Gebrauch der Hauptachse der Verteilung mahnen. Man kann z. B. annehmen, daß sich der log Hirnvolumen und damit auch der log $\sqrt[3]{\text{Hirnvolumen}}$ in einem bestimmten Maße mit der Größe ändern und daher beim Vergleich mit einem Längenmaß für den Anstieg der Geraden der Beziehung log Hirnvolumen zu log Längenmaß der 3fache Werte des Anstiegs für die Beziehung log $\sqrt[3]{\text{Hirnvolumen}}$ zu log Längenmaß erhalten wird. Für die Hauptachsen aber bekommt man natürlich andere Werte. Es sei y der Logarithmus des Volumens, x der Logarithmus des Längenmaßes. Es gilt dann für den Logarithmus der $\sqrt[3]{\text{Hirnvolumen}}$, den wir mit w bezeichnen wollen:

$$\log w = \frac{1}{3} \log y = \log \sqrt[3]{\text{Hirnvolumen}}$$

und somit

$$S_{ww} = \frac{1}{9} S_{yy}$$

$$S_{wx} = \frac{1}{3} S_{yx}$$

$$S_{xx} = S_{xx}.$$

Für die Hauptachsen erhalten wir

$$\operatorname{tg} \alpha_y = \frac{S_{yy} - S_{xx} \pm \sqrt{4 S_{xy}^2 + (S_{xx} - S_{yy})^2}}{2 S_{xy}},$$

$$\operatorname{tg} \alpha_w = \frac{S_{ww} - S_{xx} \pm \sqrt{4 S_{xw}^2 + (S_{xx} - S_{ww})^2}}{2 S_{xw}}$$

$$= \frac{\frac{1}{9} S_{yy} - S_{xx} \pm \sqrt{\frac{4}{9} S_{xy}^2 + \left(S_{xx} - \frac{1}{9} S_{yy}\right)^2}}{\frac{2}{3} S_{xy}}$$

Man sieht also leicht, daß $\frac{1}{3} \operatorname{tg} \alpha_y \neq \operatorname{tg} \alpha_w$.

Um diese Schwierigkeiten zu umgehen, wurde von Jones (1937) und Theissier (1948) (nach K. A. Kermack und J. B. S. Haldane) vorgeschlagen, besser die schon erwähnte reduzierte Hauptachse zu benutzen, bei der auch $\operatorname{tg} \alpha_w = \frac{1}{3} \operatorname{tg} \alpha_y$ ist

$$\operatorname{tg} \alpha_y = \sqrt{\frac{S_{yy}}{S_{xx}}},$$

$$\operatorname{tg} \alpha_w = \sqrt{\frac{S_{ww}}{S_{xx}}} = \sqrt{\frac{\frac{1}{9} S_{yy}}{S_{xx}}} = \frac{1}{3} \sqrt{\frac{S_{yy}}{S_{xx}}} = \frac{1}{3} \operatorname{tg} \alpha_y.$$

Bei dieser reduzierten Hauptachse wird aber angenommen, daß bei beiden Maßen die größenunabhängige Variabilität den gleichen Prozentsatz der Gesamtvariabilität ausmacht.

Die Prüfungsmethoden sind bereits vorne abgeleitet worden. Die Bedeutung der statistischen Absicherung von Hauptachsen und reduzierten Hauptachsen darf nicht überschätzt werden, da man vor ihrer Berechnung recht willkürliche Annahmen über die größenunabhängige Variabilität macht, die meist überhaupt nicht auf ihre Richtigkeit geprüft werden können. Man sollte daher versuchen, nach Methode I oder II zu rechnen, was aber leider nicht immer möglich ist.

Schluß

Es wurden wichtige biometrische Methoden zusammengefaßt und zum Teil neu entwickelt. Dabei wurde das Hauptgewicht auf „allometrische Methoden" gelegt, mit denen es möglich wird, festzustellen, wie sich bei Größenänderungen im Laufe der Individualentwicklung oder der Evolution die Proportionen ändern, was durch einfache Relativwerte meist nicht möglich ist. Es wird uns also möglich, die Verwandtschaft von Tieren verschiedener Größe zu beurteilen. Das führt u. a. dazu, daß reine Sammelgruppen von kleinen oder großen Tieren in natürliche Gruppen, die große und kleine Tiere enthalten, aufgelöst werden können. Die starke zufallsmäßige Streuung der Schätzwerte, die mit den neu entwickelten Vertrauensgrenzen erstmals festgestellt werden kann, zeigt z. B. aber wiederum deutlich, wie gewagt die Verlängerung von Allometriegeraden in einen nicht verwirklichten Bereich ist, wie sie von Rensch z. B. durchgeführt wurde, ganz abgesehen davon, daß geradlinige Veränderungen nach einer Linearitätsprüfung auch nur für den verwirklichten Bereich angenommen werden können. Die Rechenarbeit wird durch die neuen Methoden erhöht, gleichzeitig wird es aber möglich, die Aussagekraft der Berechnungen abzuschätzen. Das Fehlen von Prüfmethoden hat bisher viele von der Anwendung allometrischer Untersuchungsmethoden abgehalten. Die neuen Verfahren werden daher hoffentlich den Kreis der allometrisch arbeitenden Biometriker vergrößern.

Es wird weiterhin auf die große Bedeutung der Trennverfahren hingewiesen, die vor allem durch den verallgemeinerten Abstand wahrscheinlich häufig ein gutes Maß für die Ähnlichkeits- und damit die vermutlichen Verwandtschaftsbeziehungen liefern, wenn sehr viele quantitativ meßbare Merkmale berücksichtigt werden. Sie geben auch die Möglichkeit, festzustellen, ob bei sympatrischen Formen eine Bastardierung vorkommt usw. Somit liefert uns die moderne Statistik eine Reihe von sehr wertvollen Hilfsmitteln, die uns dabei helfen werden, eine ganze Reihe von schwierigen Fragen der Systematik und Formenbildung zu klären.

Eine Reihe von im Gang befindlichen Arbeiten werden Beispiele für den Anwendungsbereich der geschilderten Methoden bringen.

Beispiele für die Lage der Vertrauensgrenzen der verschiedenen Geraden

Um zu zeigen, wie stark die nach den verschiedenen Methoden gewonnenen Parameter für den tg α differieren, soll ein ungewöhnlich einfaches Beispiel durchgerechnet werden, bei dem es anschließend möglich sein wird, die Parameter durch geometrische Methoden festzustellen.

Es wurden 86 Eier gemessen, die 3 verschiedenen Sorten angehörten, und zwar 25 normale Hühnereier, 20 Junghenneneier und 41 Aurakanerhühnereier; und zwar wurden Länge, Breite und Volumen bestimmt. Es wurden dann die Summen, die Summen der Quadrate der Abweichungen vom Mittelwert, die Summen der Produkte der Abweichungen vom Mittelwert aus den gemessenen Werten sowie aus ihren Logarithmen berechnet (siehe Tabelle).

Zunächst seien die Werte für tg α angeführt, die man im nicht logarithmierten System erhält, wobei man die Vertrauensgrenzen vernachlässigt.

1. Regression von y auf x: 0,4460 [berechnet nach (17)]
2. Regression von x auf y: 0,9682 [berechnet nach (24)],
3. Steigung der Hauptachse: 0,5487 [berechnet nach (25)],
4. Steigung der reduzierten Hauptachse: 0,6572 [berechnet nach (26)],
5. Steigung nach Methode I: 0,7132 (berechnet nach (20)],
6. Steigung nach Methode I, aber

mit den weniger streuenden Werten der Spalte 4: $\frac{{}_1S_{yz}}{{}_1S_{xz}} = 0{,}5244$.

Jetzt sollen auch die Parameter im logarithmierten System bestimmt werden, und zwar mit den t-Werten $t_{-0,975} = -1{,}989$, $t_{0,5} = 0$, $t_{+0,975} = 1{,}989$ bei $(N - 2) = (86-2) = 84$ Freiheitsgeraden. Die oberen Vertrauensgrenzen sollen dann jeweils über den besten Schätzwert geschrieben werden, die unteren unter ihnen. Zunächst berechnen wir R nach (27):

$$S_{yy}\,S_{xx} - S^2_{xy} = 0{,}03846938 \times 0{,}04742290 - 0{,}02808680^2 = 0{,}0010354612265620$$

Tabelle

Normales System (y = Breite; x = Länge; z = Volumen)

	1. Sorte N = 25	2. Sorte N = 20	3. Sorte N = 41	1. + 2. + 3. Sorte N = 86	1. + 2. + 3. Sorte N = 86
S_y,	108,56	77,65	168,78		354,99
$\frac{S_y}{N}$,	4,34+	3,88+	4,12−		4,13−
S_x,	148,46	109,25	227,47		485,18
$\frac{S_x}{N}$,	5,94−	5,46+	5,55−		5,64+
S_z	1533	904	2103		4540
$\frac{S_z}{N}$,	61+	45+	51+		53−
				$_1S^*$	$_2S^{***}$
S_{yy}	0,3752	0,3335	0,5461	1,2570	3,6148
S_{xx}	2,9927	0,6683	1,5064	5,1674	8,3701
S_{zz}	1101	243	542	1886	4950
S_{xz}	52,55	7,32	19,95	79,82	176,04
S_{yz}	18,88	7,65	15,33	41,86	125,55
S_{xy}	0,7703	0,0568	0,3924	1,2195	3,7337

Logarithmiertes System (y = log Breite; x = log Länge; z = (log Volumen − 1)

S_y	15,9368	11,7880	25,1888		52,9136
$\frac{S_y}{N}$	0,6375	0,5894	0,6144		0,6153
Rest	−0,0007		−0,0016		−0,0022
Geometr. Mittel v. antilog y	4,34	3,88	4,12−		4,12+
S_x	19,3234	14,7433	30,4987		64,5654
$\frac{S_x}{N}$	0,7729	0,7372	0,7439		0,7508
Rest	0,0009	−0,0007	−0,0012		−0,0034
Geometr. Mittel v. antilog x	5,93	5,46	5,55−		5,64−
S_z	19,6279	13,0769	29,0675		61,7723
$\frac{S_z}{N}$	0,7851	0,5897	0,7090		0,7183
Rest	0,0004	0,0008	−0,0015		−0,0015
Geometr. Mittel v. antilog z	61	45	51+		52+
				$_1S^*$	$_2S^{***}$
S_{yy}	0,00367569	0,00281190	0,00623956	0,01272715	0,03846938
S_{xx}	0,01624090	0,00417174	0,00907346	0,02948610	0,04742290
S_{zz}	0,05388485	0,02295123	0,03971320	0,11654928	0,31482168
S_{yx}	0,00554002	0,00044023	0,00269476	0,00867500	0,02808680
S_{yz}	0,01094760	0,00854792	0,01381902	0,03331454	0,10447510
S_{xz}	0,02718130	0,00565302	0,01313358	0,04596790	0,10317318

* Streuung um die Gruppenmittel
*** Streuung um das Generalmittel

Für $\frac{t^2}{N-2}$ erhalten wir $\frac{t^2}{N-2} = \frac{1{,}989^2}{84} = 0{,}0470967$
und somit

$$R^2 = \frac{t^2}{N-2}(S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2) = 0{,}0000487667067490.$$

Die Wurzel aus diesem Ausdruck ist

$$R = \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2} = \pm\, 0{,}00698332 \text{ für } t_{0{,}975},\ R = 0 \text{ für } t_{0{,}5}.$$

Jetzt berechnen wir die einzelnen Steigungen:

1. Regression von y auf x:

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}{S_{xx}} = \frac{S_{xy}+R}{S_{xx}} = \begin{matrix}0{,}7395\\ 0{,}5923.\\ 0{,}4450\end{matrix}$$

2. Regression von x auf y :

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{S_{yy}}{S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}} = \frac{S_{yy}}{S_{xy}+R} = \begin{matrix}1{,}8202\\ 1{,}3697.\\ 1{,}0969\end{matrix}$$

3. Steigung der Hauptachse:

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{S_{yy} - S_{xx} + \sqrt{4S_{xy}^2 + (S_{yy}-S_{xx})^2 - \frac{4t^2}{N-2}(S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2)}}{2S_{xy} - \frac{2t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}$$

$$= \frac{S_{yy} - S_{xx} + \sqrt{4S_{xy}^2 + (S_{yy}-S_{xx})^2 - 4R^2}}{2S_{xy} - 2R} = \begin{matrix}1{,}0943\\ 0{,}8531.\\ 0{,}6585\end{matrix}$$

4. Steigung der reduzierten Hauptachse

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{t}{S_{xx}}\sqrt{\frac{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}{N-2}} + \sqrt{\frac{t^2(S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2)}{(N-2)S_{xx}^2} + \frac{S_{yy}}{S_{xx}}}$$

$$= \frac{R + \sqrt{R^2 + S_{yy}S_{xx}}}{S_{xx}} = \begin{matrix}1{,}0358\\ 0{,}9007.\\ 0{,}7413\end{matrix}$$

5. Steigung nach Methode I, ohne Vertrauensgrenzen:

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{S_{yz}}{S_{xz}} = 1{,}012621.$$

6. Steigung nach Methode II, ohne Vertrauensgrenzen:

$$\operatorname{tg}\alpha = 1{,}2845.$$

7. Wir bestimmen die Steigung noch nach einer 3. Methode. Wir erhalten eine Verteilung mit verringerter Größenvariabilität, wenn wir für y_i, bzw. x_i die Abweichung von der Regressionsgeraden von y,

bzw. x auf z bestimmen und mit diesen Werten, nämlich ${}_1y$, bzw. ${}_1x$ die Größen ${}_1S_{yy}$, ${}_1S_{xx}$, ${}_1S_{xy}$ bestimmen, und zwar enthalten wir:

$$ {}_1y_i = y_i - \frac{S_{yz}}{S_{zz}} z_i \text{ und } {}_1x_i = x_i - \frac{S_{xz}}{S_{zz}} z_i $$

und somit

$$ {}_1S_{yy} = S_{yy} - \frac{S_{yz}^2}{S_{zz}} = 0{,}01361104 \qquad {}_2S_{yy} = 0{,}04743290 $$

$$ {}_1S_{xx} = S_{xx} - \frac{S_{xz}^2}{S_{zz}} = 0{,}00379310 \qquad {}_2S_{xx} = 0{,}03846938 $$

$$ {}_1S_{yx} = S_{yx} - \frac{S_{yz} S_{xz}}{S_{zz}} = -\,0{,}00615175 \qquad {}_2S_{yx} = 0{,}02808680 $$

Daraus erhalten wir

$$ G_1 = {}_1S_{yy}\,{}_2S_{xx} - {}_2S_{yy}\,{}_1S_{xx} = 0{,}0003437284679652 $$

$$ G_2 = {}_1S_{xy}\,{}_2S_{xx} - {}_2S_{xy}\,{}_1S_{xx} = -\,0{,}0003431900494950 $$

$$ 4G_2 = -\,0{,}0013727601979800 $$

$$ G_3 = {}_1S_{yy}\,{}_2S_{xy} - {}_2S_{yy}\,{}_1S_{xy} = \quad 0{,}0006740243833470\,. $$

Jetzt berechnen wir

$$ L = G_1^2 - 4G_2 \cdot G_3 = 0.00\ 000\ 01\ 181\ 49\ 259\ 68\ 970\ 35\ 226\ 28\ 411\ 04 + $$

$$ 0.00\ 000\ 09\ 252\ 73\ 845\ 92\ 677\ 51\ 350\ 39\ 060\ 00 = $$

$$ 0.00\ 000\ 10\ 434\ 23\ 105\ 61\ 647\ 86\ 576\ 67\ 471\ 04 = $$

$$ 0.00\ 102\ 14\ 808\ 39\ 5\ \ldots{}^{2} $$

Schließlich erhalten wir

$$ \operatorname{tg} \alpha = \frac{G_1 - \sqrt{L}}{2 \cdot G_2} = 0{,}9874. $$

Diese Methode ist allerdings Methode I unterlegen.

Um nun feststellen zu können, welcher von diesen Steigungswinkeln nun wirklich etwas aussagt, stellen wir die folgenden Überlegungen an. Für Quader, Zylinder, Kegel, Ellipsoide mit zwei gleichen Achsen usw. gibt es die einfache Formel

$$ V = \text{konst. } a \cdot b \cdot b; \text{ oder in unserem Falle} $$

$$ z = \text{konst. } x \cdot y^2. $$

Bei unveränderlichem Volumen z haben wir somit die Formel

$$ \text{konst.} = x \cdot y^2 $$

oder auch

$$ \log \text{konst} = \log x + 2 \log y $$

und somit

$$ \log y = -\frac{1}{2} \log x + \frac{1}{2} \log \text{konst.} $$

Da die Eier annähernd gleiche Form haben, können wir die Gültigkeit dieser Formel auch für Eier gleicher Größe annehmen, wobei allerdings die Einzelwerte etwas um eine Gerade mit der Steigung $-\frac{1}{2}$ streuen. Das ist besonders bei unseren Werten zu erwarten, bei denen das festgestellte Volumen nur auf zwei Stellen gemessen wurde und bei denen Abweichungen von einer Einheit in der letzten Stelle bei zweimaligem Messen üblich waren.

Um die Annahme zu überprüfen, berechnen wir die Hauptachse der Verteilung mit verringerter Größenvariabilität; und zwar erhalten wir

$$\operatorname{tg}\alpha = \begin{matrix} -0{,}5103 \\ -0{,}4815 \\ -0{,}4531 \end{matrix}$$

Der beste Schätzwert weicht also nur wenig von unserem theoretischen Wert $-0{,}5$ ab, der auch innerhalb der 95% Vertrauensgrenzen von tg α liegt, so daß wir die Hypothese annehmen können, daß die Beziehung Länge zu Breite hinreichend durch die Formel

$$\log y = -\frac{1}{2}\log x + \frac{1}{2}\log \text{konst.}$$

oder

$$y = \frac{\sqrt{\text{konst.}}}{\sqrt{x}}$$

wiedergegeben wird. Wir haben also in diesem Falle die Abstände in der Richtung $-\frac{1}{2}$ im logarithmierten System zum Minimum zu machen, bzw. die Abstände längs Kurven der Form $y = \text{konst.}\frac{1}{\sqrt{x}}$ im äquidistanten System zum Minimum zu machen, wobei die Konstante nur bei gleicher Größe unveränderlich ist. Wählen wir also $f = -0{,}5$, so können wir wiederum eine Steigung berechnen, und zwar erhalten wir

$$\operatorname{tg}\alpha = \frac{0{,}5 \cdot S_{xy} - S_{yy} + 0{,}5 \cdot \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}{0{,}5 \cdot S_{xx} - S_{xy} + \frac{t}{\sqrt{N-2}}\sqrt{S_{yy}S_{xx} - S_{xy}^2}}$$

$$= \frac{0{,}5\,S_{xy} - S_{yy} + 0{,}5\,R}{0{,}5\,S_{xx} - S_{xy} + R} = \begin{matrix} 1{,}09385 \\ 1{,}01370. \\ 0{,}95274 \end{matrix}$$

Dies zeigt, daß der Schätzwert, den wir nach Methode I erhielten, mit tg $\alpha = 1{,}01262$ ungewöhnlich gut diesem theoretischen besten Schätzwert entspricht. Auch der Schätzwert nach Methode III liegt noch innerhalb der Sicherheitsgrenzen (tg α 0,9874). Der Schätzwert nach Methode II weicht schon stärker ab. Von den anderen Steigungen lie-

fert in diesem Beispiel die reduzierte Hauptachse den besten Schätzwert.

Da nun aber die Steigung nicht signifikant von $\operatorname{tg} \alpha = 1$ abweicht, nehmen wir an, sie sei $\operatorname{tg} \alpha = 1$. In diesem Falle wird unsere Gerade des logarithmierten Systems, die im äquidistanten System zu einer Kurve der Form

$$y = b \cdot x^{\operatorname{tg} \alpha}$$

wird, auch im äquidistanten System zu einer Geraden mit der einfachen Gleichung $y = b \cdot x$. Im logarithmierten System erhalten wir die Gerade

$$\log y - \frac{S_{\log y,}}{N} = \log x - \frac{S_{\log x,}}{N}$$

$$\log y = \log x - 0{,}7508 + 0{,}6153 = \log x - 0{,}1355$$

im äquidistanten System die Gerade $y = 0{,}732\, x$, die wiederum stark mit der nach Methode I erhaltenen Steigung im normalen System, nämlich $\operatorname{tg} \alpha = 0{,}7132$, übereinstimmt. Diese Steigung führt uns zu der Geraden

$$y = 0{,}7132\, x + 9{,}8,$$

die aber im verwirklichten Bereich kaum von $y = 0{,}732\, x$ verschieden ist. Um dieses einfache Ergebnis zu sichern, wäre eigentlich noch eine Linearitätsprüfung nötig. Aber die graphische Auftragung der Mittelpunkte jeder Klasse mit gleichem Volumen zeigte keinen Kurvenzug, so daß auch die Linearität angenommen werden kann.

Wir können also sagen, daß bei der untersuchten Eiern die Breite bei jeder Größe durchschnittlich 73,2% der Länge beträgt.

Schließlich seien noch einige andere Parameter unserer Verteilung angegeben. Für das Bestimmtheitsmaß erhalten wir

$$B = \frac{S_{yx}^2}{S_{xx} S_{yy}} = 0{,}4324153,$$

für den Korrelationskoeffizienten

$$r = \frac{S_{yx}}{\sqrt{S_{xx} S_{yy}}} = + 0{,}6578.$$

Als Standardabweichung in Richtung der Hauptachse der in der Größe reduzierten Verteilung wurde erhalten $s_a = 0{,}001567$, für die Richtung der kleinen Achse $s_b = 0{,}000364$ im logarithmischen System; als Korrelationskoeffizient $r = -\sqrt{0{,}7330136} = -0{,}8562$.

Schrifttum

GOULDEN, C. H.: Methods of Statistical Analysis. 2nd ed., New York, London, John Wiley & Sons. Inc. 1960.

HERRE, W.: Zum phylogenetischen Pluripotenzbegriff. In: KURTH: Evolution und Hominisation, Fischer-Stuttgart, 1961, S. 36–48.

Imbrie: Biometrical Methods in the Study of Invertebrate Fossils. Bulletin of the American Museum of Natural History, Vol. 108, Article 2, New York 1956.
Jolicoeur, P.: Multivariate Geographical Variation in the Wolf. Evolution, Vol. XIII, Nr. 3, 1959, S. 283—299.
Kermack, K. A., & J. B. S. Haldane: Organic Correlation and Allometry. Biometrica 37, 1950, S. 30—41.
Linder, A.: Statistische Methoden. 3. Aufl., Birkhäuser, Basel u. Stuttgart, 1960.
Martin, Saller: Lehrbuch der Anthropologie. 3. Aufl., Bd. I, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1957.
Meunier, K.: Zur Diskussion über die Typologie des Hauspferdes und deren zoologisch systematische Bedeutung. Zeitschr. f. Tierzücht. und Züchtungsbiologie, 1962, S. 225 bis 236.
Röhrs, M.: Allometrieforschung und biologische Formanalyse. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie 51, 3, Stuttgart, 1961, S. 289—321.
Simpson-Roe-Lewontin: Quantitative Zoology. 2nd ed. Harcourt, Brace and Company, New York — Burlingame 1960.
Snedecor: Statistical Methods, fifth ed., The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA, 1961.
Weber, E.: Grundriß der biologischen Statistik. 3. Aufl. u. 4. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1957 u. 1961.

Aus dem Zoologischen Institut der Hebräischen Universität Jerusalem, Israel

Die normale Larven-Entwicklung und Metamorphose von *Triturus vittatus* (Jenyns)

Von
Hannah Stettiner-Kallner[1, 2]

Mit 12 Abbildungen und 4 Tabellen

(Eingegangen am 12. Januar 1962)

1. Einleitung

Jeder Entwicklungsprozeß ist kontinuierlich. Ein Versuch, ihn in abgegrenzte Stadien zu zerlegen, ist gewaltsam und hängt in weitem Maße von der Willkür des Forschers ab. Je nachdem er seine Kriterien wählt, die er dann entweder einzeln oder zusammen zur Charakterisierung der verschiedenen Stadien benutzt, müssen die Grenzen verschieden ausfallen. Solche Kriterien sind das Alter des Tieres, seine Länge, der Entwicklungszustand verschiedener Organe usw. Die Festsetzung von Stadien dient dem Zweck, einen Maßstab zu erhalten, auf den man sich in beschreibenden, experimentellen und vergleichenden Arbeiten beziehen kann. Es ist deshalb wünschenswert, daß die Kriterien eindeutig und leicht erkennbar sind.

---

[1] Hannah Stettiner-Kallner, Department of Experimental Medicine and Cancer Research, The Hebrew University — Hadassah Medical School, Jerusalem, Israel.

[2] Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. H. Steinitz, Zoologisches Institut der Hebräischen Universität, meinen verbindlichsten Dank für seine Anregung und stete Hilfsbereitschaft aussprechen.

Verschiedene Autoren, die sich mit dem Thema der Normalstadien beschäftigt haben, haben ihre Stadien nach dem Alter gruppiert, obgleich bekannt ist, daß bei Kaltblütlern das Alter kein guter Maßstab ist (4; 5), da die Geschwindigkeit der Entwicklung in hohem Maße von der Umgebungstemperatur abhängt und daß sogar bei konstanten Temperaturen große Schwankungen in der altersmäßigen Entwicklung vorkommen. Auch die Körperlänge ist ein sehr schlechter Gradmesser der Entwicklung, da weite individuelle Schwankungen sogar innerhalb derselben Zuchtserie beobachtet worden sind. Aus diesen Gründen ist es nicht erwünscht, auf der Grundlage von Alter und Körperlänge vergleichende Studien anzustellen.

Brauchbare Kriterien sind äußere, morphologische Veränderungen, obgleich hier die Schwierigkeit besteht, daß es gewisse Entwicklungsabschnitte gibt, die keine solchen erfaßbaren Veränderungen aufweisen. Ein Vorteil der Methode ist aber, daß Unterschiede in der Umgebungstemperatur wohl die Geschwindigkeit der Entwicklung, nicht aber den Entwicklungsprozeß selber beeinflussen.

In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch gemacht, normale Entwicklungsstadien der Larve von *T. vittatus* zu definieren. Als Kriterium diente der jeweilige Entwicklungszustand der Extremitäten, insofern als das Auftreten der Extremitätenknospe, die Entwicklung der Finger im ganzen und das Erscheinen jedes einzelnen Fingers zur Bezeichnung des Anfangs eines neuen Stadiums benutzt wurde. Die Beobachtungen reichen vom Moment des Auftretens der Knospe der Vorderextremität bis zum Abschluß der Metamorphose (St. 1—St. 12).

2. Material und Methoden

Lange Zeit hindurch war als Fundort von *T. vittatus* nur der westliche Kaukasus, Klein-Asien und Syrien bekannt, und die Gegend von Beiruth (Libanon) galt als der südlichste Punkt, an dem man ihn finden konnte. 1912 beschrieb SCHREIBER ihn als Gebirgstier, das hauptsächlich in einer Höhe von 1000 bis 1600 m und nur ausnahmsweise bis zu 600 m über dem Meeresspiegel angetroffen wird. 1926 wurde er zum ersten Mal (BODENHEIMER) als in dem damaligen Palästina vorkommend beschrieben, und zwar in einer Höhe von 200 m (Chuldah), so daß BODENHEIMER, der bei ihm außerdem verschiedene Unterschiede gegenüber der oben beschriebenen Gebirgsart feststellte, ihn als eine neue Subspecies ansah.

MENDELSOHN und STEINITZ gaben eine Beschreibung seiner Verbreitung in dem damaligen Palästina.

Seitdem wurde der gleiche Triturus hier im Lande in noch einigen weiteren Orten gefunden (Karmelgebirge und Judäisches Bergland). Aus all dem geht hervor, daß die Südgrenze seines Gesamtverbreitungsgebietes in Israel zu suchen ist.

Der Bandmolch wird in flachen Bächen, Kanälen und großen Pfützen gefunden, die hier im Lande fast alle nicht vor Dezember in Erscheinung treten und meist im März schon wieder austrocknen.

Das ausgewachsene Tier ist etwa 10 cm lang.

Von unseren drei Zuchtserien wurde eine bei einer Durchschnittszimmertemperatur von 21 °C (mit Schwankungen von 16 °C—28 °C), die zweite und

dritte im Thermostaten bei 17,5 °C bis 18,5 °C bzw. bei ungefähr 25 °C aufgezogen, wobei geringe Schwankungen von 24 °C bis 27 °C vorkamen.[3]

Die im Jahre 1956 aufgezogenen Eier stammten aus der Gegend von Chuldah (Koordinaten 138/140, Israel Survey Map), während im Jahre 1957 die Tiere, deren Eier verwendet wurden, uns vom Zoologischen Institut der Universität Tel Aviv zur Verfügung gestellt wurden. Sie stammten aus der Umgegend von Tel Aviv (Koordinaten 129/165). Das 1958-Material stammte aus der Gegend von Yessodoth (Koordinaten 138/135).

Im ganzen wurden 77 Tiere in ihrer Entwicklung beobachtet, von denen 32 bei einer Temperatur von 16 °C bis 28 °C gehalten wurden, 39 bei 17,5 °C bis 18,5 °C und 6 bei 24 °C bis 27 °C.

Die während der 1956/57-Periode angestellten Beobachtungen wurden lediglich an Larven gemacht, während im Jahre 1958 Eier als Ausgangsmaterial benutzt wurden.[4]

Jedes Ei bzw. jede Larve wurde in einer separaten Glasschale gehalten, so daß ein Verfolgen der individuellen Entwicklung möglich war. Jede Glasschale enthielt etwa 200 cm^3 Aquariumwasser und einige Wasserpflanzen. Die Larven wurden zuerst mit kleinen, später mit größeren Daphnien und noch später mit Chironomiden und Enchyträen gefüttert.

Beobachtungen an den Larven wurden jeden zweiten oder dritten Tag gemacht. Um eine gründliche Untersuchung zu ermöglichen, wurden sie mit 0,2proz. MS 222 (Ethylester-benzoic-meta-amine), nach Verlust der Kiemen aber mit Chloreton (0,2%) betäubt, und in Wasser unter dem Binokular-Mikroskop untersucht.

Für jedes Tier wurde ein separates Protokoll geführt. In jedem Entwicklungsstadium wurden Fixierungen vorgenommen. Die fixierten Larven wurden mit der Camera lucida gezeichnet. Die hier veröffentlichten Zeichnungen sind schematisiert und fassen die Beobachtungen der verschiedenen Serien zusammen, wobei die 1958-Serie, die bei einer Temperatur von 17,5 °C bis 18,5 °C aufgezogen wurde, als Standard diente. Die Körperlänge wurde in den verschiedenen Entwicklungsstadien am lebenden Tier gemessen. Weitere Messungen betrafen die Zeitspanne, die vom Einsammeln der Eier bis zu den verschiedenen Entwicklungsstadien verging.

Die Gesamtentwicklungsspanne, die beobachtet wurde, begann mit dem ersten Auftreten der vorderen Extremitätenknospe und reichte bis zum Abschluß der Metamorphose (St. 1—St. 12). Kurz bevor die metamorphosierende Larve sich anschickte, das Wasser zu verlassen, wurde ein Stein in das Zuchtgefäß gelegt, der ein wenig über die Wasseroberfläche hinausragte. Der Ter-

[3] Die erste Zuchtserie wurde von Mitte Februar bis Mitte Mai 1956 gehalten, die zweite von Mitte März bis Ende Mai 1957 und von Mitte Februar bis Mitte August 1958, die dritte von Mitte Februar bis Mitte Mai 1958.

[4] Die Eier wurden täglich aus dem Aquarium eingesammelt und in den Thermostaten gebracht. Da einmal in jeder Woche keine Sammlung stattfand, ist eine gelegentliche Abweichung von einem Tag gegenüber dem Legetag möglich.

min, an dem das Tier diesen Stein bestieg, diente zur Kennzeichnung des Endes von Stadium 11.

Damit beginnt dann auch das nächste Stadium (St. 12), das bis zum Verschwinden der äußeren Kiemen reicht. Das Stadium 11 wurde der Periode vom Erscheinen der Knospe des fünften Fingers der Hinterextremität bis zum Verlassen des Wassers gleichgesetzt; denn alle während dieser Periode auftretenden Veränderungen am Habitus nehmen einen derart allmählichen Verlauf, daß man sie unmöglich als Kennzeichen für wohldefinierte Entwicklungsabschnitte annehmen kann. In Abschnitt 3 (3) wird eine eingehende morphologische Darstellung dieses Stadiums gegeben.

3. Ergebnisse

(1) Eine ausführliche Tabelle der verschiedenen Entwicklungsstadien und eine Reihe von Zeichnungen für diese Stadien wird am Ende der Arbeit gegeben.

(2) Die Entwicklung des Melanophorenmusters (St. 1 bis St. 11).

Der erwachsene Molch der hier behandelten Art ist bereits früher beschrieben worden (Bodenheimer, Schreiber). Da in unserer Arbeit Beobachtungen an jungen Larven gemacht wurden, war es von Interesse, eine kurze Zusammenstellung der Entwicklungsrichtung ihrer Zeichnung zu geben, besonders da diese sich im Laufe der Entwicklung sehr konstant verhält.[5] Es werden nur die Melanophoren erwähnt, die das Hauptkontingent der Zeichnung bilden.

Die Verteilung der Melanophoren in der Larve soll im folgenden nach Körperteilen getrennt zusammengefaßt werden.

a) Kopfzeichnung: Während die Melanophoren am Ende des Stadiums (St. 1) einheitlich erscheinen, sind sie am Beginn desselben noch aus sichtbar-diskreten Einheiten zusammengesetzt. Ferner ist diesem Stadium eigentümlich, daß die Melanophorenbänder nicht voll ausgefärbt sind. Die volle Ausfärbung kennzeichnet Stadium 2.[6] In Stadium 3, 4 beginnen die dunkel-schwarzen Bänder, sich wieder in Flecken verschiedener Größe aufzulösen. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung neigen die Melanophoren dazu, sich weiter auszubreiten und den medialen, zwischen den beiden ursprünglichen Bändern gelegenen Bezirk auszufüllen. Die Melanisierung des Kopfes besteht aus ziemlich großen, einzelnen Punkten und kleinen Flecken (St. 5). Schon am Ende von Stadium 5 sind die ursprünglichen Bänder nicht mehr zu erkennen. Nunmehr besteht die Zeichnung auf dem Kopf aus gleichmäßig verteilten Pigmenteinheiten.

[5] Nach Gläsners Abbildungen 49—64 sind die Larven von *T. vulgaris* und *vittatus* (während der Stadien 32—45) einander fast zum Verwechseln ähnlich.

[6] Möglicherweise ist der Unterschied in der Färbungsintensität nicht nur auf die verstärkte Ausfärbung der Melanophoren, sondern auch auf die Resorption des Dotters zurückzuführen.

Im Laufe der Entwicklung bleibt die Verteilung der Flecken gleichmäßig. Die Tupfen sind klein und stellen wahrscheinlich einzelne Melanophoren dar, so daß eine feine bis grobe Punktierung entsteht (St. 6, 7). Die hier beschriebene Kopfzeichnung bleibt unverändert vom Ende von Stadium 7 bis zum Übergang in die Zeichnung der „erwachsenen Larve“[7].

Die Melanophoren zeigen ferner die Tendenz, sich lateralwärts auszubreiten, wie es im folgenden Abschnitt beschrieben werden soll.

b) Pigment im lateralen Kopfgebiet: In Stadium 1 besitzt dieser Bezirk nur wenig Pigment, das aus einzelnen Melanophoren oder aus Melanophoreninseln besteht, die noch nicht die maximale Ausfärbung zeigen. Im Anfang von Stadium 1 ist dieser Bezirk gelegentlich sogar ganz frei von Pigment, oder die Pigmentierung erscheint nur auf einer Seite des Kopfes. Dieser Pigmentierungsbezirk ist von den Kopfbändern durch eine dorsolaterale, pigmentfreie Zone getrennt. Im Laufe der Zeit dringen die Melanophoren auch in diese Zone ein (vom Ende des St. 2 an), was schließlich zu einem Zusammenfließen der beiden pigmentierten Bezirke führt. Meistens tritt die Verbindung zunächst in Form von zwei „Brücken“ auf (vgl. Kopfzeichnung, Dorsalansicht, St. 3, St. 4). Zwischen ihnen befindet sich eine melanophorenfreie Partie. Die Pigmentierung scheint sich von lateral her nach dorsal auszubreiten. Gleichzeitig mit der Auflockerung der Pigmentbezirke am Kopf lockern sich auch die Pigmentflächen in Flecken und Punkte auf. Daher erscheint in Stadium 5 das Pigment noch in mäßig kleinen Aggregaten, während es am Ende des Stadiums mehr gleichmäßig und fein verteilt erscheint. Jedoch konzentrieren sich die Pigmentaggregate noch mehr im medio-dorsalen und lateralen Gebiet als im dorso-lateralen (St. 5, 6). Außerdem hat die Pigmentierung die Tendenz, sich von lateral nach ventral auszubreiten. In Stadium 6 reicht sie schon bis an die Höhe der Haftfäden heran, um in Stadium 7 die Fortsetzung des Oberlippensaumes zu erreichen und sogar ventral darüber hinaus zu gehen.

c) Die Pigmentierung des Körpers — Ventralseite: Da hier bis zum Ende von Stadium 11 keine Melanophoren erscheinen, erübrigt sich eine Besprechung [vgl. Para. (3)].

Rücken und Seitenfläche: Die Melanophoren erscheinen hier in zwei Bändern, die sich am Körper entlang hinziehen: ein dorsales Band (die Fortsetzung des dorsalen Kopfbandes), das in den Schwanz ausläuft, und ein laterales, das sich auf die Strecke zwischen Vorder- und Hinterbeinen beschränkt. In Stadium 1 sind beide Bänder schon angelegt, doch sind gelegentlich die sie zusammensetzenden Zellen noch zu unterscheiden. Meistens aber sind die Bänder in diesem Stadium schon in Form von Flecken und Inseln vorhanden. Ihre Ausfärbung ist noch nicht maximal. Im allgemeinen ist die endgültige Struktur des dorsalen Bandes früher ausgebildet als die des lateralen. In Stadium 2 besteht das Dorsalband schon aus Pigmentflächen und besitzt seine maximale Ausfärbung, während im ventralen noch einzelne

[7] bez. „erwachsene Larve“ siehe Abschnitt (3).

Melanophoren erkennbar sind, auch ist es noch etwas heller. Schon in Stadium 3 jedoch ist auch das laterale Band aus kleinen Inseln zusammengesetzt. Jetzt hat es auch seine maximale Ausfärbung angenommen.

Ähnlich wie am Kopf lösen sich auch am Körper die Pigmentbänder wieder auf. In Stadium 4 ist das Dorsalband schon nicht mehr fortlaufend, und das laterale erscheint in größere und kleinere Flecken zerfallen. Später löst sich das Dorsalband weiter auf, und in Stadium 5 besteht es aus Melaninflecken und -inseln, in denen man die einzelnen Melanophoren unterscheiden kann. Das Lateralband, das sich später differenziert als das dorsale, löst sich früher auf als das letztere. Es hat den Anschein, daß es nicht dieselbe Organisationshöhe erreicht, was möglicherweise damit zusammenhängt, daß in diesem Band die Melanophoren selbst auf einem niedrigeren Differenzierungsgrad stehen bleiben.[8] In Stadium 5 besteht das Lateralband aus Flecken und Inseln, die die einzelnen Melanophoren schon erkennen lassen. Am Ende des Stadiums 5 sind alle Farbzellen beider Bänder voneinander distanziert.

Zwischen den beiden ursprünglichen Bändern (dem dorsalen und dem lateralen) erscheinen verbindende Melanophoreneinheiten (vgl. Abb. St. 6). Das frühere Dorsalband besteht nunmehr aus dichter gedrängten Einheiten als das frühere Lateralband. Das letztere nimmt auch eine breitere Fläche ein als das vorhergehende. Der Zustand, in dem man gerade noch die früheren Bänder agnoszieren kann, bleibt bis zum Übergang vom larvalen zum erwachsenen Habitus bestehen.

d) Die Melanisierung des Flossensaumes: Zunächst erscheinen einige wenige Melanophoren im dorsalen Flossensaum. Der Termin ihres Auftretens variiert: Man kann sie gelegentlich schon in Stadium 1 finden. Von Stadium 3 an zeigt das Pigment die Tendenz, sich am Ende des Schwanzes zu konzentrieren. In Stadium 5 erscheinen gelegentlich vereinzelte Melanophoren auch auf dem ventralen Flossensaum. Am Ende dieses Stadiums sind sie über die gesamte Fläche des dorsalen Flossensaumes verbreitet, während auf dem ventralen nur wenige oder noch gar keine zu finden sind. In Stadium 6 und 7 sind sie gleichmäßig über beide Flossensäume verteilt.[9]

(3) Im folgenden wird eine ausführliche Beschreibung der in Stadium 11 auftretenden morphologischen Veränderungen gegeben. In diesem Stadium wird die Larve zum erwachsenen Tier. Daher wird sie hier als „erwachsene Larve" („erw. L.") bezeichnet. Sie

[8] Twitty berichtet über In-vivo- und In-vitro-Studien an *T. rivularis* und *T. torosus*, die er auf die Differenzierungshöhe ihrer Melanophoren untersuchte. Er führt die Tatsache, daß bei *T. rivularis* die Melanophoren über den Körper verstreut bleiben, ohne sich zu Bändern zu vereinigen, darauf zurück, daß die Pigmentzellen nicht das Differenzierungsniveau erreichen, das zur Re-aggregierung notwendig ist. Bei *T. torosus* schreitet die Differenzierung der Melanophoren weiter fort, so daß sie sich zu einem Paar kompakter Dorsalbänder organisieren können.

[9] Interessant ist, daß in den Flossensäumen die Melanophoren dazu neigen, sich am äußeren Flossenrand zu konzentrieren und erst später sich über den gesamten Flossenbezirk ausbreiten. Die Melanophoreneinheiten sind hier immer isoliert.

verweilt im Wasser, hat Kiemen und ist unfähig, sich zu vermehren, obwohl sie dem Habitus nach mehr den Eindruck eines erwachsenen Tieres macht. Im Gegensatz dazu wird die junge Larve einfach „Larve" genannt.

Die äußerlichen morphologischen Veränderungen, die es uns ermöglichen, zwischen der „Larve" und der „erw. L." zu unterscheiden, beziehen sich auf das Zeichnungsmuster, auf die Form des Kopfes im allgemeinen und die des Mundes und Auges im speziellen, auf das Operkulum, auf die Kiemen und Flossensäume, auf die Haut und die Kloake.

A. a) Das Zeichnungsmuster: Melanophoren: Vor Stadium 6 erscheinen keine Melanophoren auf der Ventralseite des Tieres. Sie existieren nur auf der Dorsal- und Lateralseite, und zwar nach Auflösung der Melanophorenstreifen in Flecken und kleine Punkte [vgl. Abschnitt 3 (2)]. 3 bis 11 Tage nach dem Beginn des Stadiums 11 erscheinen ventral einzelne Melanophoren im Bereich des Mittelfeldes der Unterkiefer. Ihre Ausbreitung begann längs des Unterkiefers (St. 6 und späterhin), und nun, nachdem sie sich vorher in einem dunklen Streifen rings um den Unterkiefer organisiert haben (St. 11), fangen sie an, auch im Mittelfeld zu erscheinen.

25 bis 33 Tage nach dem Anfang von Stadium 11 erscheinen Melanophoren auch auf dem Körper ventro-lateral, außerhalb des Kopfes, d. h. in dem Gebiet zwischen der lateralen, mit Melanophorenpunkten besetzten Fläche und dem melanophorenfreien, ventralen, orange-gelben Bezirk. Die Melanophoren verteilen sich längs der orange-gelben ventralen Färbung in der Form von Pigmentinseln, die später miteinander verschmelzen, so daß nach 29 bis 37 Tagen — vom Anfang des Stadiums gerechnet — ein einheitlicher, ventro-lateraler Melanophorenstreifen auf beiden Seiten zu beobachten ist. Diese Form der Zeichnung bleibt im Verlaufe der weiteren Entwicklung bestehen.

Guanophoren: Die Guanophoren erscheinen schon in einem früheren Stadium auf der ventralen Seite des Körpers.[10] Sie verdecken das Herz vollkommen 3 bis 11 Tage nach dem Beginn von Stadium 11 und breiten sich gleichzeitig auf der ventralen Seite weiter aus, um späterhin die Bauchorgane vollständig unsichtbar zu machen. Am 15. bis 22. Tage von Stadium 11 erscheinen Guanophoren zum ersten Male im Bezirk des Unterkiefers. Im Gegensatz zu den Melanophoren erscheinen sie gleichzeitig über den ganzen Bezirk verteilt.

Die Färbung im ventralen Bezirk: Die Bauchwand, die einige Zeit hindurch durchsichtig war, später aber durch das Erscheinen der Guanophoren opak wurde, verändert allmählich ihre Farbe. Zwischen dem 26. bis 33. Tag vom Beginn des Stadiums 11 hat sich hier die für den Molch charakteristische orange-gelbe Färbung entwickelt. Am 29. bis 37. Tag ist der ventrale Bezirk von Melanophorenstreifen eingesäumt.

[10] Im Verlaufe von Stadium 5 ist die Ventralseite des Triturus ganz durchsichtig, so daß man alle inneren Organe einwandfrei identifizieren kann. Später erscheint in der Bauchwand Pigment, das den Einblick in die Bauchhöhle verhindert.

Die Pigmentzeichnung des Triturus entwickelt sich allmählich aus einzelnen Melanophorenpunkten und -flecken zu der für die „erw. L." charakteristischen Zeichnung. (Die typischen Merkmale dieser Zeichnung werden in Abschnitt 3 B wiedergegeben.)

b) Die Kopfform: Die Larve ist durch einen abgerundeten Umriß des Vorderkopfes (von dorsal oder ventral gesehen) gekennzeichnet. Allmählich entwickelt sich der für das erwachsene Tier charakteristische Umriß (siehe Zeichnung St. 11 b, St. 12). 15 bis 22 Tage nach dem Beginn von Stadium 11 ist die Kontur noch larval, aber nach 26 bis 33 Tagen ist sie schon voll entwickelt.

c) Das Operkulum: Der Hinterrand des Operkulums bildet medioventral einen mit dem Scheitel nach vorn gerichteten spitzen Winkel. Zwischen dem 26. und 33. Tag von Stadium 11 beginnt der Operkulumspalt sich zu schließen.

Der Verschluß des Operkulumspalts geht vom Scheitel des erwähnten Winkels aus und schreitet bilateralwärts fort. Im selben Maße flacht sich der Winkel selbst ab. Gleichzeitig findet die Reduktion der Kiemen statt. Sobald diese verschwunden sind, ist auch der Operkularspalt geschlossen. Jedoch verläßt der Molch das Wasser zum ersten Mal, noch bevor der Spalt ganz geschlossen ist.

d) Die Kiemen: Zwischen dem 15. und 22. Tag von Stadium 11 beginnen die Kiemen deutliche Zeichen der Degeneration zu zeigen. Sie werden allmählich kürzer und nehmen eine rote Färbung an (26.—33. Tag vom Beginn des St. 11). Wenn das Tier das Wasser verläßt, sind nur noch kurze äußere Kiemenstümpfe zu sehen.

e) Der Mund: Der larvale Mund besitzt seitlich sowohl einen Oberlippen- als auch einen Unterlippensaum. Eine sogenannte Wange (Stadtmüller, p. 913) wird auch bei *T. vittatus* durch Verschmelzung des oberen und unteren Lippensaumes gebildet. Rostral von der Wange sind die Lippensäume auch hier „verzahnt" (op. cit.).

15 bis 22 Tage nach Beginn von Stadium 11 besteht noch immer diese charakteristisch larvale Form. Bald darauf jedoch fangen die Lippensäume an, sich zurückzubilden (am 26.—33. Tag). (Auffallend ist dabei, daß der Oberlippensaum die einzige Stelle der Körperoberfläche ist, die bis zu ihrem Verschwinden pigmentfrei bleibt.) Die erwachsene Mundform ist erst 32 bis 36 Tage nach dem Beginn von Stadium 11 ausgebildet.

f) Das Auge: Kurz bevor der Triturus das Wasser verläßt, verändert sich die Konfiguration des Auges durch das Auftreten von Lidern. Zur selben Zeit wölbt sich das Auge über die Oberfläche des Kopfes hinaus. Die Öffnung zwischen den Lidern ist ein schmaler Schlitz. Der Übergang vom runden, lidlosen Larvenauge zu dem des erwachsenen Tieres geht sehr allmählich vonstatten. Zwischen dem 15. und 22. Tag von Stadium 11 treten zum ersten Male Falten auf, die die Entwicklung der Lider andeuten. Zwischen dem 26. und 33. Tage ist das erwachsene Auge voll entwickelt.

g) Die Haut: Die „erw. L." sowohl als auch der erwachsene Molch haben eine unebene Haut im Gegensatz zu der glatten Haut der Larve. Wahrscheinlich sind diese Unebenheiten in der Hauptsache durch Hautdrüsen bedingt.

h) Die Kloake: An der Larve ist die Kloake von ventral gesehen ein schmaler Längsschlitz, der in der Körperoberfläche nur seicht eingeschnitten ist. Im Laufe der Zeit verdicken sich die Ränder und der weitere Umkreis des Schlitzes. Diese Entwicklung geht in cephalo-kaudaler Richtung vor sich. Die Verdickungen treten 15 bis 22 Tage nach Beginn von Stadium 11 auf und sind zwischen dem 26. bis 33. Tag komplett.

i) Der Flossensaum: Die Metamorphose des Triturus ist u. a. durch das allmähliche Verschwinden der Flossen charakterisiert. 26 bis 33 Tage nach Beginn dieses Stadiums besteht die Flosse als niedriger Saum, der zwischen den Vorderextremitäten beginnt. Beim Verlassen des Wassers bleibt von ihm nichts als eine gerade noch merkliche Erhebung.

B. Die Merkmale des Triturus am Ende der Metamorphose

Die Färbung des Körpers: Der allgemeine Eindruck ist der eines graubraunen Farbtons. (Die Färbung besteht aus Schwarz, Gelb und Glänzend-Weiß auf dem Hintergrund der anderen Farben.)

Die Zeichnung:

a) Am Kopf, hinter den Augen, befindet sich auf jeder Seite ein hellgelber Fleck.

b) Der Bauch ist orange-gelb und auf beiden Seiten durch schwarze Bänder abgegrenzt.

c) Auf jeder Seite des Körpers zieht sich ein hellgelber Streifen entlang, der seinerseits von schwarzen Bändern eingefaßt ist.

Die Einzelheiten der Zeichnung sind schwer zu beschreiben. Hier wurden nur einige charakteristische Züge hervorgehoben (vgl. Zeichnung St. 12).

Kopf: (Siehe Zeichnung St. 11 b.)

a) Kontur (siehe Zeichnung).

b) Das Auge ist länglich, besitzt Lider und ragt über die Körperoberfläche hinaus.

c) Mund: ohne larvale Lippenwange.

Haut: feine Unebenheiten.

Kloake: verdickte Lippenwülste.

(4) Entwicklungsverlauf bei unterschiedlichen Temperaturen.

Wie schon unter „Methoden" erwähnt, wurden die Larven unter verschiedenen Bedingungen aufgezogen. Wenn man nun die Serie, die bei stark variablen Temperaturen (16—28 °C bzw. 23—27 °C), mit der vergleicht, die bei konstanter Temperatur (17,5—18,5 °C) aufgezogen wurde, so fällt auf,

g) Die Haut: Die „erw. L." sowohl als auch der erwachsene Molch aben eine unebene Haut im Gegensatz zu der glatten Haut der Larve. Wahrcheinlich sind diese Unebenheiten in der Hauptsache durch Hautdrüsen edingt.

h) Die Kloake: An der Larve ist die Kloake von ventral gesehen n schmaler Längsschlitz, der in der Körperoberfläche nur seicht eingehnitten ist. Im Laufe der Zeit verdicken sich die Ränder und der weitere mkreis des Schlitzes. Diese Entwicklung geht in cephalo-kaudaler Richtung or sich. Die Verdickungen treten 15 bis 22 Tage nach Beginn von Stadium 11 uf und sind zwischen dem 26. bis 33. Tag komplett.

i) Der Flossensaum: Die Metamorphose des Triturus ist u. a. urch das allmähliche Verschwinden der Flossen charakterisiert. 26 bis 3 Tage nach Beginn dieses Stadiums besteht die Flosse als niedriger Saum, er zwischen den Vorderextremitäten beginnt. Beim Verlassen des Wassers eibt von ihm nichts als eine gerade noch merkliche Erhebung.

Die Merkmale des Triturus am Ende der Metamorphose

Die Färbung des Körpers: Der allgemeine Eindruck ist der nes graubraunen Farbtons. (Die Färbung besteht aus Schwarz, Gelb und änzend-Weiß auf dem Hintergrund der anderen Farben.)

Die Zeichnung:

a) Am Kopf, hinter den Augen, befindet sich auf jeder Seite ein hellber Fleck.

b) Der Bauch ist orange-gelb und auf beiden Seiten durch schwarze nder abgegrenzt.

c) Auf jeder Seite des Körpers zieht sich ein hellgelber Streifen entlang. r seinerseits von schwarzen Bändern eingefaßt ist.

Die Einzelheiten der Zeichnung sind schwer zu beschreiben. Hier wurn nur einige charakteristische Züge hervorgehoben (vgl. Zeichnung St. 12).

Kopf: (Siehe Zeichnung St. 11 b.)

a) Kontur (siehe Zeichnung).

b) Das Auge ist länglich, besitzt Lider und ragt über die Körperoberhe hinaus.

c) Mund: ohne larvale Lippenwange.

Haut: feine Unebenheiten.

Kloake: verdickte Lippenwülste.

(4) Entwicklungsverlauf bei unterschiedlichen Temraturen.

Wie schon unter „Methoden" erwähnt, wurden die Larven unter veredenen Bedingungen aufgezogen. Wenn man nun die Serie, die bei stark iablen Temperaturen (16—28 °C bzw. 23—27 °C), mit der vergleicht, die konstanter Temperatur (17,5—18,5 °C) aufgezogen wurde, so fällt auf,

5.	Vordere des 3. F; a St. wird kenntlich; der Kn hinte
6.	Vordere des 4. F. — freies abger
7.	Vordere E klein. — F freies Ende — Am En kann Zw einer E a
8.	Vorde 4. F. — E: Zweit gekni
9.	Vorder 4. F. — Hi Knospe d gekni
10.	Vordere E Hintere E: des 4. F Gelenk er
11.[1])	Vordere E Hintere E: des 5. F; deutli

[1]) Die Beschreibung Laufe dieses Stadiums s.
[2]) Von diesem Stad Veränderung zu verzeich
[3]) An histologischen

daß der Termin des Erscheinens der Hinterextremitäten verschieden ist. Während bei der zuletzt erwähnten Serie (konstante Temperatur) dieser Termin an ein bestimmtes Stadium gebunden ist (St. 5), ist bei der anderen Serie (variable Temperatur) kein bestimmter Termin erkennbar. Verglichen mit der allgemeinen Entwicklung des Tieres und mit der der Vorderextremität scheint dieser Termin jedenfalls entwicklungsmäßig verspätet zu sein. Bei der bei konstanter Temperatur gezüchteten Serien folgt Stadium 6 auf Stadium 5, während unter den mehr variablen Bedingungen der anderen Serie verschiedene Zwischenstadien zur Beobachtung kommen, wie die folgende Tabelle für die Serie 23° bis 27 C° zeigt.[11]

Tabelle 1

Die Entwicklungsstadien der Hinterextremität (rechte Spalte) verglichen mit den Entwicklungsstadien des Molches (einschl. der Vorderextremität) (linke Spalte)

St. 5	— (keine Hinterextremität)
St. 6	— „ „
St. 7	— „ „
St. 6	St. 5
St. 7	St. 5
St. 8	St. 6
St. 8	St. 7
St. 8	St. 8

Von Stadium 8 an ist wieder ein direkter Vergleich der beiden Serien möglich.

Es ist ferner zu bemerken, daß bei einer Temperatur von 23 bis 27 °C die meisten Tiere starben (von 6 Tieren gingen drei schon im Eistadium zugrunde). Da die betreffenden Eier von Pilzen befallen waren, war es nicht klar, ob die Pilze oder die Temperatur den Tod verursacht hatten. Die Tiere jedoch, die zum Schlüpfen kamen, entwickelten sich normal und natürlicherweise schneller als die bei 17,5 bis 18,5 °C gezüchteten. Auch erreichten sie die verschiedenen Entwicklungsstadien bei geringerer Körpergröße als jene. Von den drei geschlüpften Tritonen dieser Serie starben zwei (im „angenäherten" Stadium 7, siehe Tabelle 1), und nur einer kam zur Metamorphose.

In beiden Serien (17,5—18,5 °C und 23—27 °C) fand das Schlüpfen im selben Entwicklungsstadium statt (im Verlaufe von St. 4, nur selten gegen Ende von St. 3). Die frischgeschlüpften Larven waren auch fast gleich groß (Durchschnittslänge bei 17,5—18,5 °C — 11 mm). Während aber in der 23 bis 27 °C-Serie das Schlüpfen 12 bis 13 Tage nach dem Legen stattfand, war der Schlüpftermin in der 17,5 bis 18,5 °C-Serie der 22. bis 23. Tag (s. Tabelle 2).

(5) Vergleich der Normalstadien von *T. vittatus* mit denen anderer Urodelen.

[11] Die gleichen Abweichungen in der Entwicklung der Extremitäten wurden bei der bei 16 bis 28 °C gezüchteten Serie beobachtet.

Tabelle 2

Stadium, Alter und Körperlänge bei 17,5 bis 18,5 °C und 23 bis 27 °C

Temperatur	Stadium	Zahl der Beobachtungen	Anzahl der Tage vom Einsammeln angerechnet[1]	Zahl der Beobachtungen	Körperlänge (mm)	Durchschnitt der Körperlänge
17,5–18,5 °C	St. 1	8	11– 15	7	6,1– 7,8	7,2
	St. 2	9	13– 20	5	8,4–10,9	9,7
	St. 3	7	18– 22	4	10,0–12,0	11,0[2]
	St. 4	7	20– 25	6	9,8–12	11,0[2]
	St. 5	8	25– 34	12	11,9–14,3	13
	St. 6	6	34– 43	17	13,2–15,5	14,6
	St. 7	7	41– 53	7	15,2–16,5	15,7
	St. 8	8	46– 56	7	16,0–17,3	16,8
	St. 9	8	53– 63	12	16,7–19,2	17,8
	St. 10	5	59– 70	7	18,5–20,1	19,4
	St. 11	9	69–157	16	22,8–44,8	37,3
23–27 °C	St. 1	—	—	—	—	
	St. 2	2	9–11	1	10,8[3]	
	St. 3	2	11–12	2	10,0–10,5	
	St. 4	3	13	—	—	
	St. 5, St. 6, St. 7	7	13–30	11	11,5–13,9	12,5
	St. 8	1	32	1	14,0	
	St. 9	1	35	1	15,0	
	St. 10	1	37–41	3	16,1–17,6	
	St. 11	1	44–79	2	17,8–27,2	

[1] Wie schon erwähnt, schlüpft der Triturus in Stadium 4, gelegentlich auch in Stadium 3. Da durch die Art des Einsammelns der Eier aus dem Aquarium, wie gesagt, ein gewisser Fehler hätte entstehen können, wurden einige Eier direkt nach dem Einsammeln nach den Normalstadien von Gläsner bestimmt. Sie befanden sich im Stadium 0 und schlüpften nach 22 bis 23 Tagen aus (17,5–18,5 °). 10 andere Exemplare schlüpften durchschnittlich 22,5 Tage nach dem Einsammeln. Hieraus geht hervor, daß der genannte Fehler bei der Errechnung der durchschnittlichen Schlüpftermine nicht ins Gewicht fällt.

[2] Es ist bemerkenswert, daß der Triturus im Laufe der Schlüpfperiode anscheinend nicht wächst.

[3] Am Ende des Stadiums.

Die zum Vergleich herangezogenen Arten sind die folgenden: *T. alpestris* (Laur.); *T. vulgaris* (L.); *T. phyrrhogaster* (Gray); *Pleurodeles waltlii* (Michah); *Amblystoma punctatum* (L.).

Zum Vergleich wird im folgenden eine Tabelle gegeben, die die Entwicklungsstadien jeder der obigen Arten mit denen von *T. vittatus* in Parallele setzt. Der Vergleich stützt sich hauptsächlich auf die Entwicklung der Extremitäten, zieht aber auch den Allgemeinhabitus in Betracht.

Tabelle 3

T. vitt. (17,5 bis 18,5 °C)	T. alp. (27 °C)	T. vulg. (15–16 °C)	T. pyrrh. (18 °C)	Pleurod. (18 °C)	Amblystoma
St. 1	26–27	31–33	23	33a; b[1]	36–37
St. 2	28–29	33–36	—	34–36[1]	38–39
St. 3	—	37–38	—	37	40
St. 4	30	38–40	24	38–40	41–44
St. 5		41–42	—	41–42	45–46
St. 6		43–47[2]	25	43–46	
St. 7		48		47	
St. 8		—		48–49	
St. 9		49–51		50–51	
St. 10		—		52a–b	
St. 11		52–55		53–55c	
St. 12		56		56	

[1] Nur die Extremitätendifferenzierung stimmt mit Stadium 1 und Stadium 2 von *T. vittatus* überein. Dem Gesamthabitus nach paßt Stadium 1 zu 32 bis 33 von *Pleurodeles* und Stadium 2 zu 33a, 33b.

[2] Von diesem Stadium an geht die Entwicklung der Zeichnung von *T. vulgaris* einen anderen Weg als die von *T. vittatus*.

Die hier gegebene Tabelle stimmt völlig mit der von KNIGHT veröffentlichten überein. In der letzteren werden die Entwicklungsstadien von *T. alpestris; T. vulgaris* und *Amblystoma punctatum* dargestellt. Außerdem stimmt die hier gegebene Tabelle bis auf geringe Ausnahmen mit der von GALLIEN überein: die Übereinstimmung ist vollkommen in bezug auf *Amblystoma punctatum*, fast vollkommen in bezug auf *T. pyrrhogaster*, weniger vollkommen in bezug auf *T. vulgaris*.

4. Zusammenfassung

Auf Grund von Beobachtungen an 77 Individuen von *Triturus vittatus* (Jenyns) werden die Normalstadien seiner Entwicklung definiert. Dabei wird von dem Zeitpunkt des Erscheinens der vorderen Extremitätenknospe ausgegangen (St. 1). Die Entwicklung wird bis zum Abschluß der Metamorphose verfolgt.

Die Aufzucht der Tiere erfolgt in drei Serien, die jeweils bei Temperaturen von 16 bis 28 °C; 17,5 bis 18,5 °C und 24 bis 27 °C (25 °C) gehalten werden.

Als Hauptkriterium der Stadieneinteilung dient die fortschreitende Differenzierung der Extremitäten, weil sie einen bequemen Vergleich von unter verschiedenen Bedingungen gehaltenen Individuen ermöglicht und zudem auch eine lange Periode der Entwicklung des Molches charakterisiert.

Die Entwicklung der Melanophorenzeichnung aller Larvenstadien wird ausführlich beschrieben.

Ein Vergleich der Entwicklungsstadien in den verschiedenen Zuchtserien wird gegeben.

Die erhaltenen Normalstadien werden mit denen von *T. alpestris* (Laur.), *T. vulgaris* (L.), *T. pyrrhogaster* (Gray), *Pleurodeles waltlii* (Michah.) und *Amblystoma punctatum* (L.) verglichen.

Schrifttum

Anderson, P. L.: The normal development of *Triturus pyrrhogaster*. Anat. Rec. **86** (1943) 59—73.

Bodenheimer, F. S.: *Triturus vittatus chuldaensis* n. subsp. aus Palästina. Arch. f. Naturgeschichte **91**, A (1) (1925) 76—80.

Gallien, L., und M. Durocher: Table chronologique du developpement chez *Pleurodeles waltlii* Michah. Bull. Biol. **91** (2) (1957) 97—119, 3 pls.

Gläsner, L.: Normentafel zur Entwicklung des gemeinen Wassermolches (*Molge vulgaris*). F. Keibels Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, H. 14 (1925).

Hamburger, V.: A Manual of Experimental Embryology. Univ. of Chicago Press (1942).

Harrison, R. G.: Normal Stages of *Amblystoma punctatum*. Unpublished.

Knight, F. C. E.: Die Entwicklung von *Triton alpestris* bei verschiedenen Temperaturen (mit Normentafel). Arch. Entwicklungsmech. **137** (1938) 461—473.

Mendelssohn, H., und H. Steinitz: Contributions to the Ecological Zoogeography of the Amphibians in Palestine. Rev. Fac. Sci., Univers. Istanbul, B, **9** (4) (1945) 289—298.

Nieuwkoop, P. D., und J. Faber: Normal Tables of *Xenopus laevis* (Daudin). North-Holland Publ. Comp., Amsterdam (1956).

Rugh, R.: Experimental Embryology. A Manual of Techniques and Procedures (Revised ed.). Burgess Publ. Comp., Minneapolis (1948).

Schreiber, E.: Herpetologia Europaea. Gustav Fischer, Jena (1912) 91—94.

Stadtmüller, F.: Mundöffnung etc., in: Handb. Vergl. Anat., edit. L. Bolk, etc. Bd. 5. Berlin (1938) 913.

Twitty, V. C.: The Developmental Analysis of Specific Pigment Patterns. J. Exp. Zool. **100** (1945) 141—178.

Erklärungen zu den Abbildungen

In allen Abbildungen repräsentiert die Maßlinie 1 mm. Für Stadium 1 a liegt keine Maßangabe vor.

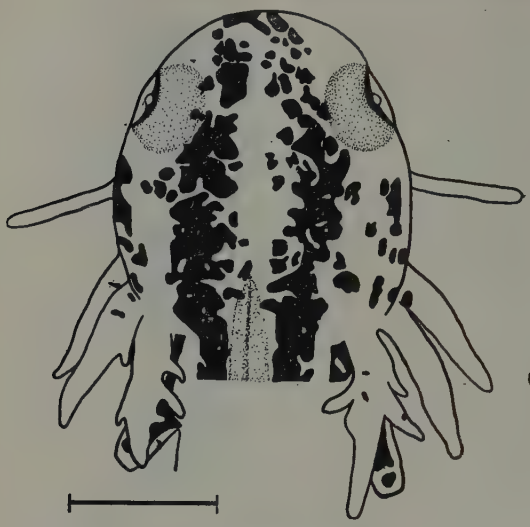
Alle Abbildungen stellen den typischen Zeitpunkt während der Dauer des Stadiums dar. Jedoch gibt die Zeichnung St. 1 a den Ausgangspunkt der Stadienfolge wieder, während St. 1 b den typischen Zustand illustriert. Ferner gibt St. 11 a den Molch zu Beginn von Stadium 11 wieder, 11 b am Ende. Abb. St. 12 bildet das für St. 11 b charakteristische Muster ab, gezeichnet nach völliger Kiemenreduktion. In dieser Abbildung sind:

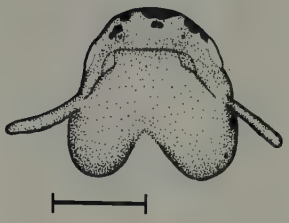
schwarz: Melanophorenflächen;

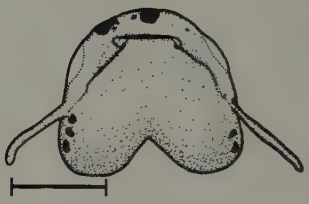
punktiert: gelb-orange gefärbt;

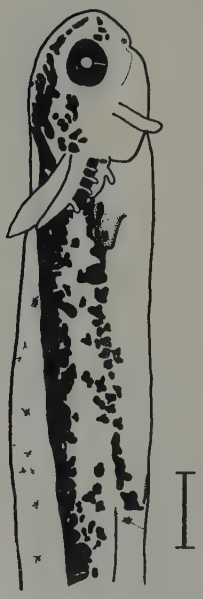
weiß: silbrig erscheinende Bezirke, in denen offensichtlich Guanophoren die oberflächlichste Farbschicht bilden.

St. 1a St. 1b St. 2



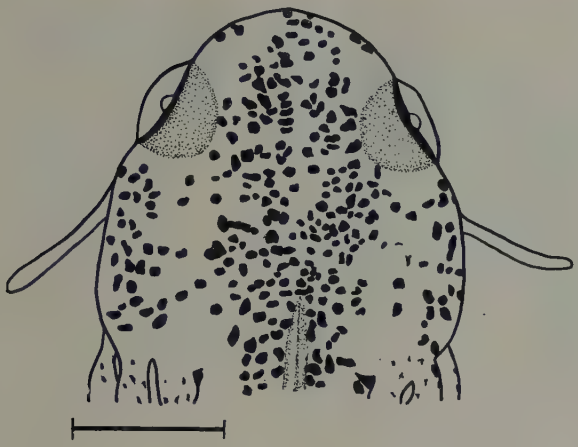


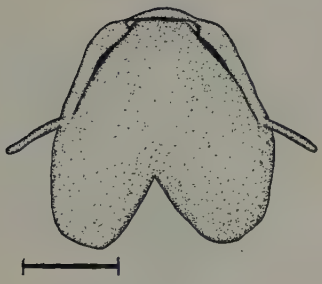


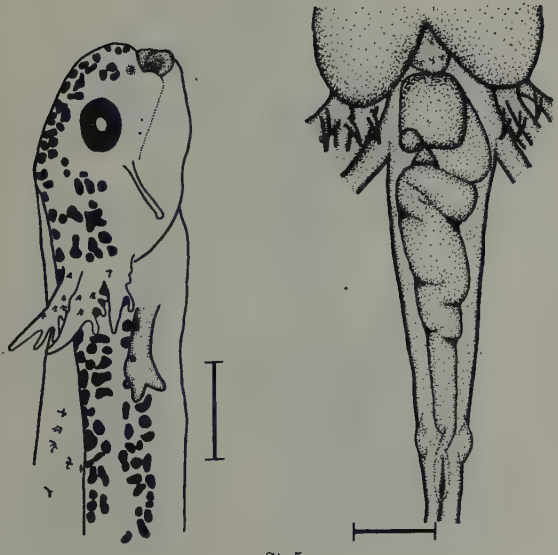


St. 3

St. 4

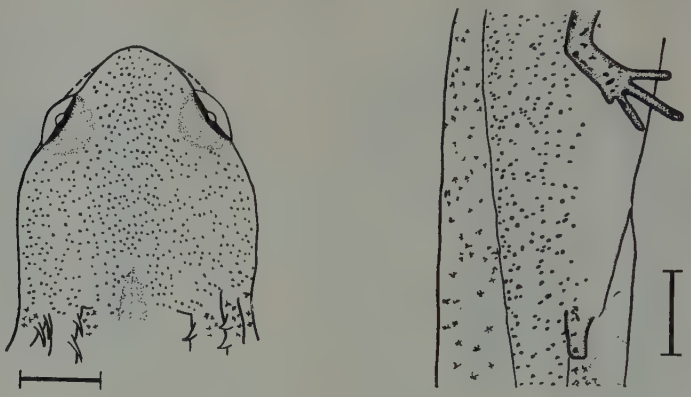






St. 5

St. 6



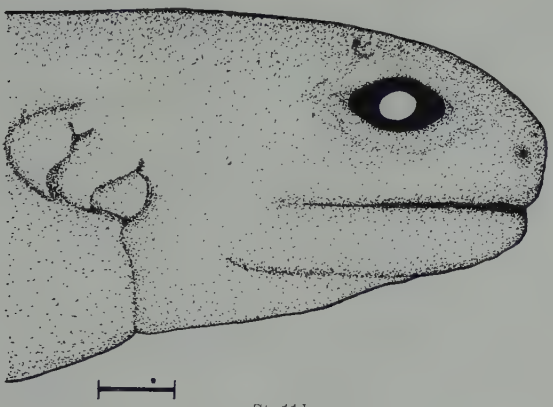
St. 7

St. 8

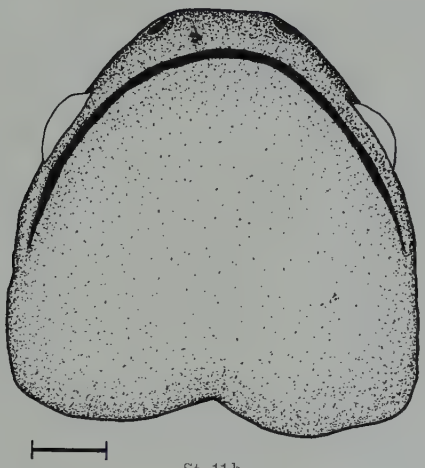
St. 9

St. 10

St. 11a



St. 11 b



St. 11 b

St. 12

Aus dem Zoologischen Staatsinstitut und Museum der Freien und Hansestadt Hamburg
(Direktor: Prof. Dr. C. Kosswig)

Hornzähnchen als Lippenbewaffnung bei Jungfischen von Cypriniden

Von
Peter Kaiser[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 28. Februar 1962)

Bei der mikroskopischen Untersuchung von jungen Karauschen wurden Hornzähnchen gefunden, deren Auftreten einen Zusammenhang mit dem Entwicklungszustand und der Lebensweise der Fische erkennen läßt.

Bei einer Größe von etwa 10 mm zeigt sich nach Azanfärbung, daß die oberste Zellschicht des Lippenepithels in charakteristischer Weise verhornt ist. Im Schnitt stellen sich diese Hornbildungen als Platten mit aufsitzenden Zähnchen dar (Abb. 1). Jede Platte kann 1—3 Zähnchen tragen, wovon die randständigen weit nach außen geneigt sind. Jede Platte mit den aufsitzenden Zähnchen geht, wie sich ohne weiteres aus den Übergangsformen zu gewöhnlichen Epithelzellen der Lippenregion erkennen läßt, aus nur einer Zelle hervor. Schon dadurch unterscheiden sich die Zähnchen von anderen mehrzelligen Hornorganen der Mundregion von Cypriniden oder gar Anurenlarven.

Der Beginn der Verhornung tritt frühestens bei einer Standardlänge von 6 mm in Erscheinung. Unter allmählicher Größenzunahme wird bei 13 mm Länge der Höhepunkt in der Entwicklung der Hornzähnchen erreicht. Sie messen dann etwa 0,01 mm im Querschnitt und wenig darunter in der Höhe. Beim ersten Auftreten betragen die entsprechenden Werte 0,007 mm. Der Größenzuwachs ist also entsprechend dem der Epithelzellen nur gering. In dem gleichen Maße wachsen die verhornten Zellen in der Schlundplatte heran, die bekanntlich als Widerlager der Schlundzähne dient. Es ist aber bemerkenswert, daß Schlundzähne erst später ausgebildet werden. Die Lippenzähnchen gehen in der Entwicklung voran.

In sagittalen Längsschnitten erkennt man, daß im Höhepunkt der Ausbildung der Lippenbewaffnung mehrere Zähnchen hintereinanderliegen und zwar bedecken sie diejenigen Teile der Lippen, die sich gerade gegenüberstehen (Abb. 2). Meistens findet man 10—12 Zähnchen, die hintereinanderliegen. Die Zahl kann aber durch Verlust bei Mikrotomschnitten erheblich verringert sein. Die Teile der Lippen, die Hornzähnchen tragen, zeichnen sich durch ein besonders niedriges Epithel aus. In den benachbarten Bereichen dagegen besteht das Epithel aus hohen Zellagen mit häufig eingestreuten

[1] Dr. Peter Kaiser, Zoologisches Institut, Hamburg 13, Von-Melle-Park 10.

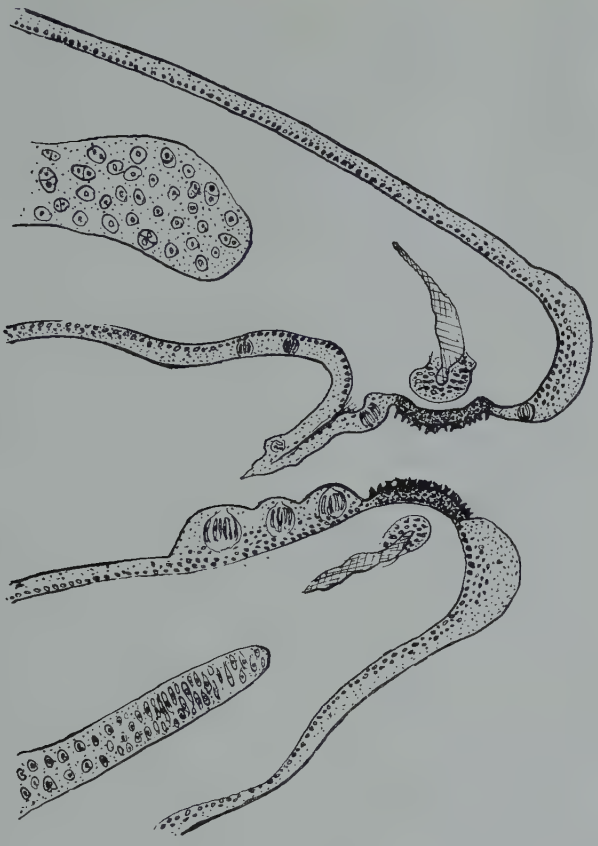


Abb. 1. Hornzähnchen auf der Unterlippe von *Carassius carassius* L. Standardlänge 10 mm

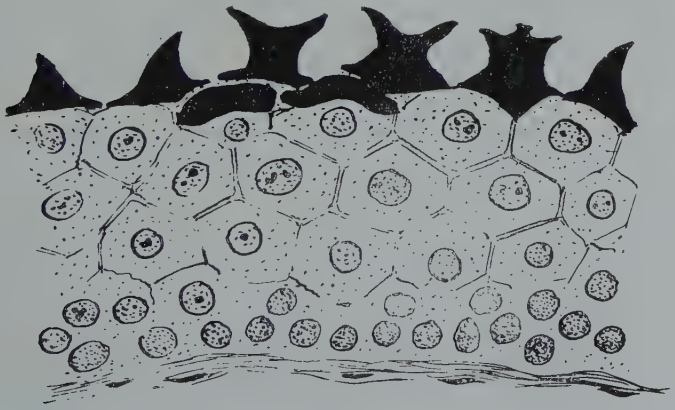


Abb. 2. Sagittaler Längsschnitt durch die Mundregion einer jungen Karausche. Standardlänge 12 mm. Hornzähnchen auf Ober- und Unterlippe

Geschmackspapillen. Innerhalb der verhornten Lippenregion fehlen solche Papillen vollständig.

Schon die flüchtige Untersuchung zeigt, daß die Form der Zähne nicht völlig konstant ist. Das wird noch deutlicher auf horizontal geführten Längsschnitten, die gerade die basalen Teile der Zellen getroffen haben. Die meisten 5—6eckigen Zellen sind besonders an den Rändern stark verhornt. Durch diesen Prozeß scheinen auch die Fortsätze zu entstehen. Gelegentlich durchziehen Querbalken die Zahnfläche, auf denen weitere Höcker stehen können.

Der fertige Zahn ist wesentlich kleiner als seine ursprüngliche Bildungszelle. Dadurch sind die Zwischenräume zwischen den fertigen Zähnen zu erklären. Eine Rolle bei dem Volumenverlust scheint der anfangs große Zellkern zu spielen. Wie bei verhornten Zellen üblich, fehlt er auch hier dem fertig ausgebildeten Zahn. Das Territorium des Zellkerns bleibt aber während der Verhornung am längsten keratinfrei, so daß es schließlich zu einer Einziehung der Seitenflächen kommen kann.

Es ist bemerkenswert, daß es innerhalb der Kauplatte weder zu so großen Volumenverlusten der Hornzellen, noch zur Bildung von charakteristischen Fortsätzen kommt. Die Verhornung erfolgt bei diesem Organ bereits in der Tiefe des Gewebes, wo die polyedrischen Zellen sich gegenseitig abstützen. Bei älteren Karauschen bilden die verhornten Zellen auf den Lippen ebenfalls keine Fortsätze mehr aus, was offenbar damit zusammenhängt, daß auch hier der Verhornungsprozeß in die Tiefe des Gewebes verlagert worden ist. Dadurch bleiben die ursprünglich polyedrischen Zellformen auch im verhornten Zustand einigermaßen gewahrt.

Graupner und Fischer (1933) haben verhornte Lippenepithelzellen an 10—12 cm langen Goldfischen untersucht und gesehen, daß die Verhornung an der Unterlippe am stärksten ist. Hier können bis zu 10 Zellen übereinanderliegen. Bei Jungfischen ist aber kein Unterschied in der Verhornung von Ober- und Unterlippe zu erkennen. Bis zu einer Größe von etwa 25 mm ist lediglich die äußerste Zellschicht der Lippen verhornt. Bis zu diesem Zeitpunkt findet offenbar eine ständige Erneuerung und Vermehrung der Hornzähnchen statt. Bisweilen sieht man auf den Sagittalschnitten Zellen, die sich zu verhornen beginnen. Sie liegen noch unter dem Niveau der definitiven Zähnchen und scheinen in Lücken, die durch die lebhafte Zellvermehrung vergrößert wurden, einzurücken. In entsprechender Weise dürften auch verlorene Zähnchen ersetzt werden.

Es besteht wohl kein Zweifel, daß die larvalen Horngebilde bei *Carassius* die Funktion von Zähnen ausüben. Echte Zähne sind während der Larvalentwicklung nicht nachzuweisen. Die Schlundzähne werden erst nach Abschluß der Metamorphose funktionstüchtig. Es handelt sich demnach bei den Hornzähnchen um eine transitorische Lippenbewaffnung, die nach der Metamorphose an Bedeutung verliert. Als einzellige Gebilde bleiben diese Organe ohnehin während des weiteren Wachstums, verglichen mit der Körpergröße, erheblich zurück. Wie die Untersuchung des Darmtraktus zeigt, ernähren sich

Jungfische von *Carassius* vorwiegend von lebendem tierischen Material, wie Copepoden, Daphien, Würmern usw. Eine Zerkleinerung dieser Nahrung ist überflüssig, Schlundzähne sind also noch nicht notwendig. Lippenzähne, die die lebende Beute festzuhalten vermögen, sind dagegen ohne Frage von Nutzen für die Jungfische.

Verhornungen im Bereich der Lippen kommen außer bei *Carassius* auch noch anderen Cypriniden zu. Das ist bei *Chondrostoma*, wie schon der Name sagt, der Fall. Noch stärkere Hornbildungen bedecken als förmliche Hornscheiden die Lippen von *Schizothorax* (Pawlowsky 1911). Rauther (1911) hat bei *Plecostomus* im Bereich des Saugmaules Papillen gefunden, die mit einzelligen Horngebilden besetzt sind und den larvalen Zähnchen von *Carassius* erstaunlich ähnlich sind. Rauther hat die Frage nach der Bedeutung dieser Horngebilde offen gelassen. Er hält es aber für möglich, daß sie wegen ihrer räumlichen Beziehung zu den Sinnesknospen der gleichen Papillen eine Funktion beim „Abschmecken der Unterlage" haben (Rauther 1940).

Nach meinen Untersuchungen an *Carassius* zweifle ich nicht daran, daß ihnen eine mechanische Bedeutung zukommt, was schon deshalb naheliegt, da echte Zähne bei den Loricariiden häufig zurückgebildet sind. Demnach handelt es sich bei *Plecostomus* um Hilfsorgane beim Abweiden, nicht zum „Abschmecken" der Unterlage. Für eine mechanische Funktion spricht auch das Auftreten der Zähnchen in mehreren Lagen übereinander, wovon jeweils die äußerste Tätigkeit ist und offenbar im Gegensatz zu *Carassius* im Zusammenhang abgeworfen wird.

Stellen also Verhornungen der Lippen bei adulten Knochenfischen, insbesondere bei Cypriniden nichts Außergewöhnliches dar, so ist es noch fraglich, wie weit solche Bildungen bei Jungfischen und Larven verbreitet sind. Allgemein scheinen sie nicht vorzukommen. Jungfische von Bitterlingen, die mir in Schnittserien vorlagen, zeigten in entsprechenden Größen, wie *Carassius*, keinerlei Hornbildungen auf den Lippen.

Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß den Hornzähnchen bei den nur schwierig zu unterscheidenden Cyprinidenlarven eine systematische Bedeutung zukommt.

Schrifttum

Graupner, H., und I. Fischer: Beiträge zur Kenntnis der Goldfischhaut, Teil I: Allgemeine u. Spezielle Histologie. Z. mikr.-anat. Forschung **33** (1933).

Pawlowsky, E.: Epidermis in Haut und Lippen bei *Schizothorax* und *Capoeta*. Zool. Jb. Anat. **31** (1911).

Rauther, M.: Beiträge zur Kenntnis der Panzerwelse. Zool. Jb. Anat. **31** (1911).

— Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Echte Fische, Teil I, Leipzig 1940.

Aus dem Institut für Medizin und Biologie der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Berlin-Buch, Arbeitsbereich Biologie
(Direktor: Prof. Dr. A. Graffi)
und dem Institut für Biophysik der Universität Bonn, Bonn-Venusberg
(Direktor: Prof. Dr. W. L. Schmitz)

Inzuchtdegeneration bei *Musca domestica*
I. Genetisch bedingte Beinanomalien

Von
H. Hertweck[1]

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 10. Februar 1962)

Sullivan (1957) berichtete über das Auftreten von Flügel- und Beinanomalien unter den Nachkommen röntgenbestrahlter Imagines von *Musca domestica* (Stubenfliege). Dieser Befund läßt die Vermutung zu, daß das Auftreten der Mutanten die Folge einer Strahleninduktion sein könnte. Wir nehmen die Mitteilung Sullivans zum Anlaß, hier über langjährige Zuchtversuche mit der Stubenfliege zu berichten. Bei unserer Problemstellung wurde von der Annahme ausgegangen, daß 1. die von Bodenstein (1940) festgestellten Temperatureffekte auf einer genetischen Grundlage beruhen. 2. es möglich sein müsse, durch Röntgenstrahlen erhöhte Mutationsraten zu erzielen. Die Vorversuche (Marg 1951) ließen keine Deutung der Ergebnisse als Röntgenmutationseffekte zu, vielmehr bestand der Verdacht, daß die erhaltenen modifizierten Formen auf spontanen Mutationen bzw. auf einer Inzuchtwirkung bei der Aufzucht der Filialgenerationen beruhten. Jedoch konnte eine Bestätigung dieser Annahme bei der damals angewendeten Zuchtmethode nicht erbracht werden.

Übereinstimmend mit unseren Ergebnissen fand Sullivan (1957) unter den Nachkommen seines bestrahlten Materials erbliche Variationen des Flügeladermusters, der Flügelform und der Extremitäten in Form von Anschwellungen, Verkürzungen und Deformationen. Obgleich es erwiesen ist, daß solche Anomalien auf einer Strahleninduktion (*Drosophila*) beruhen, ist bekanntlich dieser Schluß erst bei ausreichender Kenntnis der genetischen Konstitution des Ausgangsmaterials berechtigt. Aus diesem Grunde setzten wir unsere Strahlenversuche nicht fort, sondern begannen mit Inzucht- und Selektionsversuchen mit Freilandmaterial verschiedener geographischer Herkunft. Prinzipiell wurden nur Geschwister-Pärchenkulturen angesetzt, diese über möglichst viele Generationen fortgeführt und hinsichtlich ihrer Abstammung und Kreuzungsmodi protokolliert. Aus den Stammbäumen waren die Tendenzen zur Ausbildung einzelner Erbmerkmale abzulesen, die polyfaktoriell kontrolliert werden und bei beginnender Inzucht meistens eine sehr geringe Expressivität und eine minimale Penetranz haben.

[1] Dr. Heinrich Hertweck, Bonn, Annaberger Weg 15.

Ganz allgemein zeigten die Inzuchtversuche, daß eine große Anzahl heterozygot vorliegender Faktoren in dem Freilandmaterial enthalten sind, die sich unter den Inzuchtbedingungen als vitalitätsmindernd und merkmalsmodifizierend erweisen. Die überaus große Verbreitung solcher Faktoren (MILANI 1953 u. 1955) führte bei genügender Breite der Stammbäume unseres Zuchtmaterials fast in jedem Stamm zum Nachweis mindestens einer Erbanomalie. Alle nach Defektmerkmalen selektionierten Linien brachen nach etwa 10 Generationen zusammen. Der Zusammenbruch äußerte sich wie eine schrittweise Akkumulation von Letalfaktoren bzw. Verstärkung der Letalwirkung des selektionierten Merkmals. Er beruht zweifellos auf der Herbeiführung genetischer und degenerativer Bedingungen durch den Selektionsprozeß.

Zuchttechnik

Zur Paarung und Gewinnung der Eigelege wurden die Imagines in 4,5-Liter-Bonbonflaschen nach der bei BODENSTEIN (1940) beschriebenen Methode gehalten. Als Ablegesubstrat diente Malzbiertreber und Weißkäse. Die Feuchtigkeit wurde durch eingelegten Zellstoffstreifen reguliert. Die Raumtemperatur betrug 25 ± 1 °C, die durch Gärung erzeugte Temperatur in den gesonderten Larven-Zuchtflaschen (250 cm^3) betrug bei 100 g Füttermaterial und einer Besetzung von etwa 70 Larven 34 °C. Die reifen Larven verpuppten sich an einem Docht aus Zellstoff, der in das Futtersubstrat hineingesteckt wurde und in den oberen Teil der Zuchtflasche hineinragte. Die Imagines schlüpften in denselben Flaschen und wurden auch in diesen betäubt, um anschließend durchgemustert zu werden.

Ein Generationszyklus dauert bei dieser Zuchtmethode durchschnittlich 16,5 Tage.

Ergebnisse

Im folgenden wird über drei Selektionsversuchsreihen berichtet, in denen Beinanomalien auftraten. Sie bestehen in folgenden defektiven Formen: spezifische Mißbildung der Vorderbeine durch Verwachsung von Femur und Tibia, Mißbildung aller Beine durch Krüppelwuchs- und Tarsenmißbildungen. Sie stehen untereinander in keinem genetischen Zusammenhang.

1. Verwachsung von Femur und Tibia am ersten Beinpaar (e1)

Dieses Merkmal ist gekennzeichnet durch eine Verschmelzung des Femur und der Tibia eines oder beider Vorderbeine (Abb. 1). Seine Besonderheit besteht darin, daß es in dieser Form nie an den Mittel- oder Hinterbeinen auftritt. Die Tarsen der betroffenen Extremitäten sind immer normal entwickelt. Die Verschmelzung des Femur und der Tibia kann verschiedene Grade erreichen, im Extremfall sind beide Segmente auf der ganzen Länge vereinigt, so daß die Nahtstelle nur noch an den Borstenreihen äußerlich erkennbar ist. Das Kniegelenk ist häufig gegen das übrige Bein abgeknickt oder eingerollt. Histologische Längsschnitte lassen eine tiefgehende Entwicklungsstörung erkennen, die bereits in der Entfaltung

der Imaginalscheibe einsetzt und nicht nur in einer Verklebung des Integumentes, sondern auch in einer Mißbildung der Muskulatur besteht. Die Träger des e1-Merkmals verhalten sich im ganzen normal. Sie können fliegen und vermehren sich trotz der veränderten Haltung und der Gebrauchsunfähigkeit der Vorderbeine, die zwangsläufig mit den Kniegelenken nach vorn und den Tarsen nach hinten dicht an den Thorax angeschmiegt gehalten

Abb. 1. Vorderbein des e1-Typs mit abgeknicktem Kniegelenk

werden. Die Tiere stehen und laufen bei Anomalie b e i d e r Vorderbeine auf den beiden anderen Beinpaaren, wobei die Körperstützung auf der Unterlage durch Vorsetzen der Mittelbeine korrigiert wird. Bei den charakteristischen Flügelputzbewegungen mit den Hinterbeinen wird eine Dreipunktstütze mit Hilfe des Kopfes und der Mittelbeine „geübt".

Das Merkmal e1 wird polygen durch rezessive Faktoren bestimmt. Es trat in der 3. Generation der Nachzucht aus zwei normalen Weibchen und einem Männchen auf, die in einem Tierstall des Institutes für Medizin und Biologie in Berlin-Buch gefangen wurden. Die F_1 bestand aus 100 Imagines, darunter 15 Merkmalsträger. Sie wurden in mehreren Inzuchtlinien unter Verwendung von normalen und modifizierten Fliegen gezüchtet. Drei dieser Linien werden anschließend wiedergegeben (Tab. 1 bis 3), um den Selektionsverlauf und die Letalwirkung zu demonstrieren.

Die Inzucht mit phänotypisch normalen Nachkommen kann infolge der Heterozygotie mehrerer das Merkmal beeinflussender Faktoren verschiedenartig verlaufen. Eine Seitenlinie, die aus der in Tabelle 1 dargestellten Linie abzweigt und ausschließlich mit phänotypisch normalen Eltern gezüchtet wurde, hatte in der F_7 keine aberranten Nachkommen. In der F_8 stieg

die Penetranz jedoch auf 53,5% (Gesamtzahl der Nachkommen 86) und blieb in der F_9 54.9% (93 Nachkommen). Sobald eine Selektion einsetzt, steigt die Penetranz an (Tab. 2, F_4 und F_6), zwischengeschaltete n x n-Paarungen halten die erreichte Penetranz auf gleicher Stufe. Einen typischen

Tabelle 1

Inzuchtlinie mit fast ausschließlicher Verwendung normaler Typen

Filial-generation	Phänotyp der Eltern	Nachkommen	
		Anzahl der geschl. Imagines	e 1-Merkmals-träger in %
3	n×n	100	15,0
4	n×n	173	7,5
5	n×n	131	6,9
6	n×n	a) 70	7,1
		b) 88	6,8
7 aus 6a	e 1×n	63	42,8
8	n×n	87	56,3
9	n×n	a) 26	84,6
		b) 55	52,7
		c) 38	57,8

Tabelle 2

Inzuchtlinie mit wechselndem Phänotyp der Eltern

Filial-generation	Phänotyp der Eltern	Nachkommen	
		Anzahl der geschl. Imagines	e 1-Merkmals-träger in %
3	n×n	100	15,0
4	e 1×e 1	111	23,4
5	n×n	122	21,4
6	e 1×e 1	a) 9	77,7
		b) 18	94,4

Selektionsablauf bis zur 100proz. Manifestation zeigt Tabelle 3. Er ist charakteristisch für die Selektion spontaner Mutanten in freilebendem Material und zeigt, daß die Manifestation durch eine größere Anzahl von Faktoren kontrolliert wird, die entweder als Polygene akkumuliert oder als „normalisierende" Gene eliminiert werden. Augenfällig ist die bei allen Inzuchtlinien (mit und ohne Selektion) sich äußernde progressive Fertilitäts- und Vitalitätminderung, die ebenfalls einen zunehmenden Verlust normaler Potenzen anzeigt.

Tabelle 3

Inzuchtlinie mit Selektion des e 1-Typ

Filial-generation	Phänotyp der Eltern	Nachkommen	
		Anzahl der geschl. Imagines	e 1-Merkmals-träger in %
3	n×n	100	15,0
4	n×e 1	35	17,1
5	e 1×e 1	113	80,5
6	e 1×e 1	a) 49	89,7
		b) 10	50,0
		c) 10	90,0
7 aus 6a	e 1×e 1	a) 22	100,0
		b) 7	71,4
		c) 7	85,7
8 aus 7a	e 1×e 1	8	100,0

2. Erbliche Deformation aller 3 Beinpaare (d3)

Bei den Merkmalsträgern sind alle drei Beinpaare in der Größe reduziert und stark deformiert (Abb. 2). Weiterhin ist dieser Anomalietyp charak-

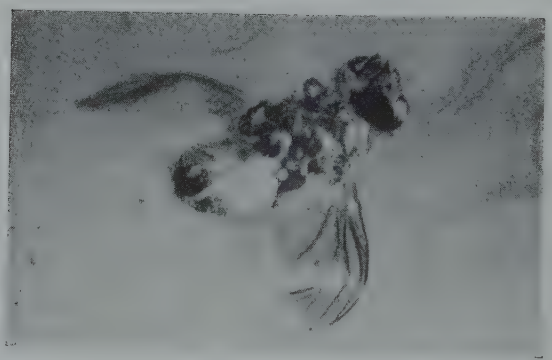


Abb. 2. d1-Fliege mit verkrüppelten Beinen und deformierten Flügeln

terisiert durch aufwärtsgebogene Flügelspitzen und gelegentliche Reduktion der Komplexaugen in Form des Barauges der Drosophila. Die Vitalität ist stark herabgesetzt. Das ergibt sich bereits aus der Unfähigkeit zum normalen Gebrauch der Beine beim Schlüpfen aus der Puppenhülle. Diese kann zwar noch mit Hilfe der Kopfblase gesprengt werden, doch gelingt die Befreiung aus dem Puparium selten aus eigener Kraft. Demzufolge mußten zur Bestimmung des Prozentsatzes der Merkmalsträger alle Puppen der Inzuchtstämme im Zeitpunkt des Schlüpfens aufpräpariert werden. Die Nachzucht aus selbständig geschlüpften Imagines ist ausgeschlossen, da diese Individuen

sich zwar mühsam fortbewegen, aber nicht kopulieren können. Auch fehlt ihnen das Flugvermögen. Auf der Abbildung (Abb. 3) ist zu erkennen, daß das d3-Bein, das durch eine Fehlleistung der Imaginalscheibe entsteht, stark veränderte Proportionen gegenüber dem normalen Bein aufweist. Der Femur erreicht nicht die halbe normale Länge und ist mit der verkleinerten Tibia starr verbunden. Die Zahl der Tarsen ist auf zwei reduziert. Das Tarsenglied ist normal und besitzt die beiden Krallen.

Abb. 3. Beine von zwei verschiedenen d1-Fliegen mit unterschiedlicher Deformation des Femur und der Tibia

Das Merkmal wurde in einem Stamm (W25), der mit zwei normalen Weibchen und einem normalen Männchen aus einem geheizten Tierstall[2] aufgestellt worden war, entdeckt. In der F_1 dieses Stammes waren Fliegen mit zusätzlichen Flügel-Aderverzweigungen an der hinteren Querader (Merkmalbezeichnung vtpA) enthalten. Bei dem Versuch, nach diesem Merkmal zu selektionieren, traten in 3 abgezweigten Linien d3-Fliegen in 5 nachfolgenden Generationen auf. Der d3-Typ manifestierte sich sowohl bei Paarungen normaler als auch vtpA-modifizierter Fliegen.

Die erbliche Übertragung des Merkmals geht aus der in Tabelle 4 dargestellten Inzuchtlinie hervor. In zwei Nebenlinien trat es in der F_3 mit 3,6% (bei insgesamt 11 Nachkommen) bzw. in der F_6 mit 25% (bei insgesamt 4 Nachkommen) außerdem auf.

In anderen Zweigen des Hauptstammes wurde die Selektion nach vtpA fortgesetzt. Es zeigte in der F_8 erstmalig eine 100proz. Penetranz und konnte in einer weiteren Linie in 4 Generationen reinerbig übertragen werden. Der Stamm W25 wurde, nachdem eine Selektion nach dem Merkmal mpi (unterbrochene proximale Media) ebenfalls bis zur 100proz. Penetranz führte, über 23 Generationen gezüchtet, ohne daß das Merkmal d3 wieder in Erscheinung trat. Demnach darf angenommen werden, daß kein genetischer Zusammenhang zwischen den Merkmalen d3, vtpA und mpl besteht.

[2] Rattenstall des Inst. f. Medizin und Biologie, Berlin-Buch.

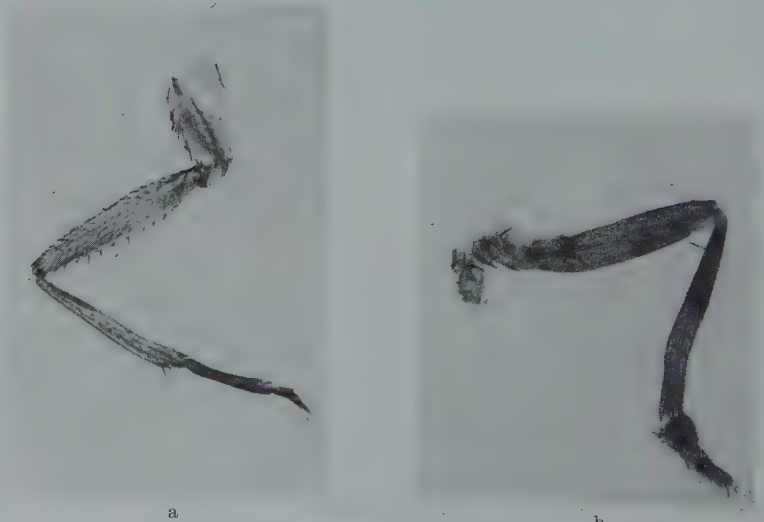
Tabelle 4

Inzuchtlinie mit wiederholtem Auftreten des Merkmals d 3

Filialgeneration des Stammes W 25	Phänotyp der Eltern	Anzahl der geschl. Imagines und präp. Puppen	d 3-Imagines in %
1	n×n	105	0,0
2	vtpA×vtpA	109	12,8
3	n×n	147	0,7
4	n×vtpA	31	3,0
5	n×n	76	11,8

3. Tarsenreduktion „t"

Die erbliche Tarsenreduktion (Abb. 4 a und b), bei der im Extremfall nur ein einziges Tarsenglied erkennbar ist, scheint in der Natur relativ häufig zu sein. Wir konnten es als erblich übertragbare Anomalie in 3 Stämmen nachweisen, die auf Wildtiere zurückzuführen sind, welche am gleichen Tag einer in einem Tierstall verbreiteten Population entnommen wurden (Tierstall II, Berlin-Buch, 1. 3. 57). In einer Linie innerhalb des ersten Stammes, die nach keiner Anomalie vorher selektioniert wurde, trat das Merkmal t in der 4. Inzuchtgeneration auf und konnte bei Kreuzung nichtmodifizierter Imagines in den 4 folgenden Generationen wiedergefunden werden. Die maximale Manifestation war 4%. Im Gegensatz zu diesem war in den beiden anderen Stämmen das Merkmal mit den erblichen Flügelanomalien „multipler Plexus" (mpl) und „blasig" bzw. mit mpl allein gekoppelt. Im ersten



a b

Abb. 4. a) Schwacher Grad der t-Anomalie, b) extreme Form

Fall konnte eine Reinzuchtlinie mit Merkmalsträgern mpl bis zu einer 100proz. Manifestation des mpl unter gleichzeitiger Steigerung der Häufigkeit des t bis zu 33,3% erreicht werden (Tab. 5). Eine Linie des 3. Stammes wurde ab F_7 nach mpl selektioniert und produzierte in der F_7 zum ersten Mal t-Individuen. In der F_9 wurde eine 100proz. Manifestation von mpl und gleichzeitig eine 14,2proz. für t erzielt.

Weiterhin trat das Merkmal t unter den Nachkommen eines gegenüber Hexachlorzyclohexan resistenten Stammes[3] auf, der ursprünglich in Massenkulturen gehalten worden war. In der in unserem Labor durchgeführten 4. Inzuchtgeneration trat das Merkmal gekoppelt mit der erblichen Flügelanomalie Miniaturflügel[4] erstmalig in Erscheinung. Die Geschwisterinzucht nahm folgenden Verlauf:

Tabelle 5

Selektion nach dem Flügelmerkmal mpl mit gekoppeltem t

Generation	Phänotyp der Eltern	Nachkommen		
		Anzahl der geschlüpften Imagines	Merkmal in %	
			mpl	t
P	n×n	222	0	0
F 1	n×n	341	9	0
F 2	n×n	289	4,5	0
F 3	mpl×mpl	a) 259	38,2	1,1
		b) 35	80,0	0,09
F 4	mpl×mpl	30	96,6	56,6
F 5	mpl×mpl	224	91,5	?
F 6	mpl×mpl	27	82,4	11,4
F 7	mpl×mpl	30	1000,0	33,3

Tabelle 6

Generation	Phänotyp der Eltern	Nachkommen	
		Anzahl der geschlüpften Imagines	t-Fliegen in %
F 1	n×n	454	0
F 2	n×n	92	0
F 3	n×n	24	33,3
F 4	n×n	61	19,2
F 5	m, t×n	59	23,7
F 6	m, t×n	108	35,7

[3] Das Ausgangsmaterial verdanke ich Herrn Prof. W. Eichler, Klein-Machnow bei Berlin.

[4] Vgl. 2. Mitteilung.

m,t-Phänotypen hatten keine Nachkommen. Alle mit der F_7 angesetzten Kulturen waren erfolglos.

Aus allen Zuchtversuchen geht hervor, daß das Merkmal t von rezessiven und letal wirkenden Genen kontrolliert wird.

Diskussion

Die drei geschilderten Beinanomalien e1, d3 und t sind durch wiederholte Ansätze mit Wildfliegen lediglich auf dem Wege der Inzucht und Selektion und nicht zuletzt durch glückliche Umstände entdeckt worden. Während mit dem e1-Typ (Anomalie der Vorderbeine) kein weiteres sichtbares Merkmal gleichzeitig gefunden wurde, erschienen die beiden anderen Typen in Stämmen, die Faktoren für Flügelanomalien enthielten. Das Tarsenmerkmal t war mit schweren erblichen Anomalien: Miniaturflügel, komplexer Flügeladeranomalie und blasigen Flügeln gekoppelt, während das Merkmal d3 (Verkrüppelung aller Beine) mit Flügelformveränderungen und Augendefekten verbunden war.

Zwischen den drei Beinanomalien besteht kein genetischer Zusammenhang. Es ist besonders zu bemerken, daß der Effekt des Faktors e1 auf die Entwicklung der Vorderbeine gerichtet ist, das heißt, daß er speziell die normale Entfaltung der Imaginalscheiben dieses und nur dieses Beinpaares beeinflußt.

Bei der Bruder-Schwester-Inzucht ist mit der Manifestation aller drei Beinanomalien eine Verminderung der Fertilität verbunden. Unter der Letalwirkung der kontrollierenden Gene bzw. durch das Homozygotwerden anderer Letalfaktoren wird die Zahl der Nachkommen um so geringer, je mehr die Penetranz des Merkmals in aufeinanderfolgenden Inzuchtgenerationen ansteigt.

Das Merkmal d3 stellt genetisch und in gewissem Sinne morphologisch einen Analogiefall zu dem Bulldoggkalb homozygoter Dexterrinder dar. Der d3-Faktor ist rezessiv und letal und ermöglicht im günstigsten Fall die Imago-Entwicklung der Hälfte der zu erwartenden homozygoten Nachkommen in Form nicht-lebensfähiger Krüppel.

Zusammenfassung

Von freilebenden Imagines von *Musca domestica* ausgehend, wurden Inzuchtlinien mit Bruder-Schwester-Paarungen aufgestellt. Dabei konnten drei erbliche Beinanomalien festgestellt werden:

1. longitudinale Verschmelzung des Femur und der Tibia am 1. Beinpaar,
2. Verkrüppelung aller Beine,
3. Tarsenreduktion.

Alle drei Anomalien werden von rezessiven nicht-geschlechtsgebundenen Genen kontrolliert. In der Folge der Inzuchtgenerationen ist die Penetranz der Merkmale (z. T. bis 100%) zu steigern, während gleichzeitig eine erhöhte Letalwirkung als Folge der Selektion zum Aussterben der Linien führt.

Schrifttum

Bodenstein, G.: Die Auslösung von Modifikationen und Mutationen bei Musca domestica. Roux' Arch. **140** (1940) 525—656.

La Face, L.: Su una mutazione ad occhi gialli in Musca domestica. Rc. super. Sanitá **19** (1956) 1061—1071.

Marg, E.: Die Wirkung von Röntgenstrahlen auf die postembryonale Entwicklung von Musca domestica, insbesondere auf die Auslösung von Flügelanomalien. Diplomarbeit, Greifswald 1951.

Milani, R.: The Genetics of the house-fly. Atti 9. Congr. intern. genet., Bellagio, Caryologia Firenze **6** Suppl. (1954) 791—796.

— Considerazioni genetiche su alcuni aspetti della biologia della mosca domestica e osservazioni sulla fecondita e sulla fertilita. Riv. Parassitol. **16** (1955) 257—270.

— Recenti sviluppi delle ricerche genetiche sulla mosca domestica. Boll. Zool. **23** (1956) 749—764.

Sullivan, R. L.: Mutations in the housefly (Musca domestica). Genetics **42** (1957) 400.

— und T. Hiroyoshi: A preliminary report on mutations in the house-fly. J. economic Entomol. **53** (1960) 213—215.

Nomenklatur

Die folgenden Anträge zur Sicherung der Stabilität im gegenwärtigen Gebrauch von Tiernamen sind im Bulletin of Zoological Nomenclature **19**, Pts. 2, 3 gestellt worden:

1. Generotypus von *Carcharhinus* Blainville, 1816, werde *melanopterus* Quoy & Gaimard, 1824; beide werden auf die „Official Lists" (der Nomina conservata) gesetzt, so auch Carcharhinidae Garman, 1913 (Selachii) (Z.N. [S.] 920). — 2. Die Veröffentlichung von W. G. Tilesius von Tilenau „Über das nächtliche Leuchten des Meerwassers" I (1814) und II (1818) werde auf den „Official Index" (der für nomenklatorische Zwecke für ungültig erklärten Veröffentlichungen) gebracht. Damit im Zusammenhange werden 26 Decapoden-Gattungsnamen mit ihren typischen Arten den „Official-Lists" eingefügt, so auch Aristeinae Wood-Mason, 1891, Benthesicyminae Wood-Mason, 1891, Luciferidae Dana, 1852, und Sergestidae Dana, 1852; Generotypus von *Metapenaeus* Wood-Mason, 1891, werde *monoceros* Fabricius, 1798 (bei Verwerfung von *Mangalura* Miers, 1878) (Decapoda) (Z.N. [S.] 962). — 3. Xenophoridae Deshayes, 1864 (mit Typus *Xenophora* Fischer von Waldheim und deren Typus *trochiformis* Born, 1778), werden auf die „Official Lists" gesetzt (Gastropoda) (Z.N. [S.] 962). — 4. Generotypische Art von *Cyrnus* Stephens, 1836, werde (*unipunctatus* Stephens, 1836 =) *trimaculatus* Curtis, 1834 (Trichoptera) (Z.N. [S.] 1491). — 5. *Quinqueloculina* d'Orbigny, 1826 (mit *seminulum* Linnaeus, 1758), und Quinqueloculininae Cushman, 1947, kommen auf die „Official Lists" (Foraminifera) (Z.N. [S.] 1494). — 6. Auf die „Official Lists" werden gesetzt *Lepidopa* Stimpson, 1858 (mit *venusta* Stimpson, 1859), *Lepidomysis* Clarke, 1961, (mit *servata* Fage, 1924), *Thia* Leach, 1815 (mit [*polita* Leach, 1815 =] *scutellata* Fabricius, 1793, für die Neotypus festgelegt und abgebildet wird), Lepidomysidae Clarke, 1961, und Thiidae Dana, 1852 (Decapoda) (Z.N. [S.] 1495). — 7. *Doto* Oken, 1815 (mit *coronata* Gmelin, 1791), und (*Melibe*) *fragilis* Forbes, 1838, werden den „Official Lists" eingefügt (Gastropoda) (Z.N. [S.] 1006). — 8. *Philotrypesis* Förster, 1878 (mit *caricae* Linnaeus, 1762 [= *longicauda* Förster, 1878], Parasit oder Inquiline bei folgender Art), und (*Blastophaga*) *psenes* Linnaeus, 1758, die Feigen-Erzwespe, kommen auf die „Official Lists" (Hymenoptera) (Z.N. [S.] 1047). — 9. *Lystrophis* Cope, 1855 (mit *dorbignyi* Duméril et al., 1854), *Phimophis* Cope, 1860 (mit *guerinii* Duméril et al., 1854), und

Simophis Peters, 1860 (mit *rhinostoma* Schlegel, 1837), werden auf die „Official Lists" gesetzt (Reptilia) (Z.N. [S.] 1484). — 10. Für *Gryllus campestris* Linnaeus, 1758, wird ein Neotypus festgelegt (Orthoptera) (Z.N. [S.] 1485). — 11. (*Dasiops*) *alveofrons* McAlpine, 1961, wird bei Verwerfung von *D. alveofrons* Moffit & Yaruss, 1961, der „Official List" eingefügt (Diptera) (Z.N. [S.] 1492). — 12. *Protoreaster* Döderlein, 1916 (mit *nodosus* Linnaeus, 1758, wie auch *clavatus* Müller & Troschel, 1842), kommen auf die „Official Lists"; für *nodosus* Linnaeus, 1758, wird ein Lektotypus festgelegt (Asteroidea) (Z.N. [S.] 1493). — 13. *Petrolisthes* Stimpson, 1858 (mit *violaceus* Guérin, 1829), *Pisidia* Leach, 1820 (mit *longicornis* Linnaeus, 1767), *Porcellana* Lamarck, 1801 (mit *platychelis* Pennant, 1777), und Porcellanidae Haworth, 1825, kommen auf die „Official Lists". Die Veröffentlichungen Linck, J. H., 1783—1787, „Index Musaei Linckiani", und Statius Müller, P. L., 1766, „Deliciae Naturae selectae", werden auf den „Official Index" der verworfenen Werke gesetzt (Decapoda) (Z.N. [S.] 1496). — 14. *Stereomastis* Bate, 1888 (mit *suhmi* Bate, 1878), und (*Polychelus*) *sculptus* Smith, 1880, werden auf die „Official Lists" gebracht (Decapoda) (Z.N. [S.] 1497). — 15. Den „Official Lists" werden eingefügt *Pisa* [Leach, 1814] (mit [*biaculeata* Montagu, 1813 =] *armata* Latreille, [1802—1803] und *nodipes* Leach, 1815) (bei Unterdrückung von *Arctopsis* Lamarck, 1801, mit *lanata* Lamarck, 1801, und *tribulus* Linnaeus, 1767), Pisinae Dana, 1852 (Decapoda) (Z.N. [S.] 1498). — 16. Auf die Official Lists" sollen gesetzt werden *Dendroaspis* Schlegel, 1848 (mit *jamesonii* Traill, 1843), *Ophiophagus* Günther, 1864 (mit *elaps* Günther, 1858) (Reptilia) (Z.N. [S.] 1500). — 17. *Chilodus* Müller & Troschel, 1844 (mit *punctatus* Müller & Troschel, 1844), und *Caenotropus* Günther, 1864 (mit *labyrinthicus* Kner, 1859), werden den „Official Lists" eingefügt (Pisces) (Z.N. [S.] 1502). — 18. Auf den „Official Index" verworfener Veröffentlichungen werden gesetzt: Dahl, 1823, „Coleoptera und Lepidoptera" (Z.N. [S.] 398) und Kishida, 1909, „Notes on the Family Trombidiidae of Japan (Z.N. [S.] 400).

Zoologen, die zu diesen Anträgen Stellung nehmen wollen, werden gebeten, diese in doppelter Ausführung unter Angabe der bei jedem Fall beigefügten Referenz-Nr. für Anträge Nr. 1—6 bis zum 22. IX., für Nr. 7—18 bis zum 27. XI. 1962 zu senden an: The Secretary, International Commission on Zoological Nomenclature c/o British Museum (Natural History), Cromwell Road, London, S. W. 7, England.

Eine vom International Trust for Zoological Nomenclature genehmigte deutsche Übersetzung der Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur („Code" 1958, erschienen am 6. XI. 1961) ist von Dr. Otto Kraus im Verlag der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt (Main) am 28. V. 1962 herausgegeben worden und von dieser zum Preise von DM 7,— zu beziehen.

Erich M. Hering

Deutsches Mitglied der Internationalen Kommission

für Zoologische Nomenklatur

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Heinrich Prell, Dresden-Loschwitz. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 27836. — Veröffentlicht unter ZLN 5041 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.
Druck: Paul Dünnhaupt, Köthen (IV/5/1)

Zoologischer Anzeiger

Band 169 **September 1962** **Heft 5-6**

Aus dem Institut für Medizin und Biologie der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Berlin-Buch, Arbeitsbereich Biologie
(Direktor: Prof. Dr. A. Graffi)
und dem Institut für Biophysik der Universität Bonn
(Direktor: Prof. Dr. W. L. Schmitz)

Inzuchtdegeneration bei *Musca domestica*
II. Genetisch bedingte Flügelanomalien

Von

H. Hertweck[1]

Mit 11 Abbildungen

(Eingegangen am 10. Februar 1962)

Einleitung

Die genetische Analyse der in Versuchen mit Insektiziden, Röntgenstrahlen und extremen Temperaturen erhaltenen Varianten der Hausfliege, *Musca domestica*, erfordert geeignete Teststämme und eine umfassende Kenntnis der Erbbiologie dieses Untersuchungsobjektes. Lichtwardt u. a. (1960) haben im Zusammenhang mit ihren DDT-Versuchen diese Notwendigkeit hervorgehoben und über die Schwierigkeiten berichtet, die sich bei der Aufstellung von Teststämmen ergeben. Sie bestehen in der inzuchtbedingten Unfruchtbarkeit, die bei der Selektion rapid zunimmt und die die Stämme bald erlöschen läßt. Glücklicherweise enthalten freilebende Populationen eine beträchtliche Anzahl heterozygot übertragener Mutationen (Milani 1956, Sullivan 1960), so daß es der Ausdauer der Untersucher und dem Zufall (Lichtwardt) überlassen bleibt, geeignete mutierte Stämme zu erhalten.

Die vorliegende Arbeit wurde weniger mit der Absicht begonnen, solche Stämme zu Testzwecken aufzustellen, als die genetische Bedingtheit einzelner Anomalietypen zu untersuchen, die bei Versuchen mit extremen Temperaturen und nach Versuchen mit Röntgenbestrahlungen und schließlich wiederholt in unbehandelten Stämmen aufgetreten waren. Zu diesem Zweck wurden im Verlauf von mehreren Jahren, jeweils von einzelnen unbehandelten Wildfliegen gleicher und verschiedener Herkunftsorte ausgehend, weitverzweigte Stammbäume und Selektionslinien strikter Bruder-Schwester-Paarung angelegt.

[1] Dr. Heinrich Hertweck, Bonn, Annaberger Weg 15.

Technisches

Das Ausgangsmaterial wurde durch Fänge an verschiedenen Orten gewonnen und stammte vorwiegend aus den Tierställen des Instituts für Medizin und Biologie in Berlin-Buch, andere Stämme wurden aus Greifswald beschafft. Außerdem wurden Nachkommen aus einem gegen das Insektizid Hexachlorzyclohexan resistenten Stamm[2] zur Aufstellung neuer Inzuchtlinien verwendet. In den Stämmen aus den Bucher Tierställen wurden einzelne Anomalientypen wiederholt gefunden. Es ist wahrscheinlich, daß in solchen „Hauspopulationen" regelmäßig Kreuzungen zwischen verwandten Imagines vorkommen und daß außerdem das Überleben von Formen mit verminderter Vitalität durch die künstlichen klimatischen Verhältnisse (Warmtierstall) in gewissem Grade gesichert wird.

Die Stammeltern und ihre Nachkommen wurden in vierkantigen Zuchtflaschen zwecks Paarung und Eiablage gehalten. Die Eigelege kamen in besondere „Larvenaufzuchtflaschen", in denen auch die Puppen verblieben und schließlich die Imagines schlüpften. Eine unkontrollierte Paarung der jungen Imagines wird in diesen Gefäßen verhindert. Zur Nachzucht wurden, wenn kein anderer Grund vorlag, nur einzelne Geschwisterpärchen je Zuchtflasche gebildet.

Nomenklatur

Die Benennung der Flügeladern ist von BODENSTEIN (1940) übernommen. Sie stimmt mit der Nomenklatur von WEST (1951) insofern überein, als dieser die Numerierung der „Längsadern" mit dem Radius 1 beginnt. Die Adern (Abb. 1) werden folgen-

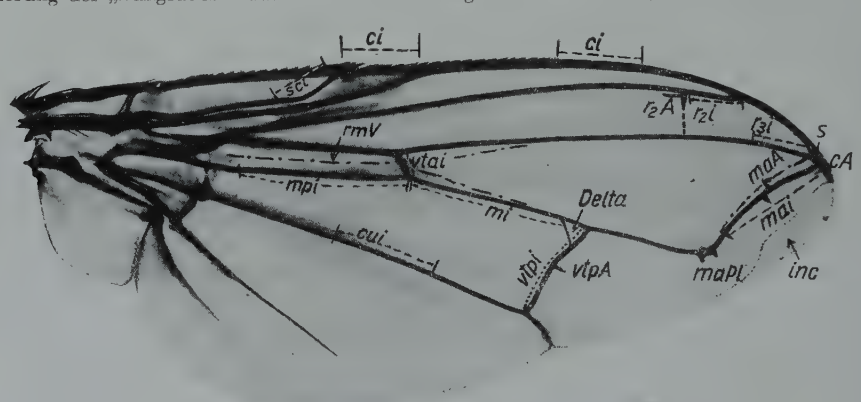


Abb. 1. Topographie der Flügelanomalien, Abkürzungen siehe Text

dermaßen bezeichnet: Costa (c), Subcosta (sc), 1. bis 3. Längsader = Radien (r_1, r_2 und r_3), 4. Längsader = Media (m), 5. Längsader = Cubitus (cu), 6. Längsader = Analis (a), vordere Querader = Vena transversa anterior (vta) und hintere Querader = Vena transversa posterior (vtp). Die Indices der Radien r_1, r_2 und r_3 beziehen sich nur auf die bei *Musca* vorhandenen Radiusäste und haben keine Beziehung zu der Numerierung der Radiusäste des Urdipterenflügels.

Bei der Feststellung der Manifestationsrate eines Merkmals wurde kein Unterschied gemacht, ob es einseitig oder beiderseits ausgeprägt war, da erfahrungsgemäß der Symmetrietyp durch Erbfaktoren kontrolliert wird (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1934) und in unseren Selektionsreihen die beiderseitige Manifestation sich rasch einzustellen pflegte. Dabei wird auch bei mäßiger Expression des Merkmals eine erstaunlich lage- und formtreue Symmetrie erreicht.

[2] Das Material wurde freundlicherweise von Herrn Prof. Dr. WD. EICHLER, Klein-Machnow bei Berlin, zur Verfügung gestellt.

Verzeichnis der beobachteten Flügelanomalien

(mit S bzw. M sind Aberrationen bezeichnet, die phänotypisch übereinstimmen mit denen von SULLIVAN bzw. MILANI)

Costa- und Flügelrand:
- a) Ausschnitte an der Flügelspitze und am Hinterrand des Flügels
- b) ausschnittartige Defekte der Costa, S = costal break
- c) Astbildung am terminalen Ende der Costa
- d) deformierter Flügelrand

Subcosta
- a) Defekte, S = subcostal break
- b) Kommunikation mit der 1. Längsader durch Verschmelzung und Verästelung

1. Längsader (r_1)
  Unterbrechung

2. Längsader (r_2)
- a) Ast-, Plexus- und Queraderbildung am terminalen Ende
- b) Unterbrechung, S = tipless L_2

3. Längsader (r_3)
- a) Unterbrechung, S = tipless L_3
- b) zusätzliche Verästelungen bei schweren Störungen in Form der multiplen Plexusbildung

vordere Querader
- a) vervielfacht oder verbreitert, S = broad anterior cross vein
- b) unterbrochen oder verschwunden bei normalem Verlauf der Media und des r_3, S = anterior cross veinless
- c) verschwunden durch Verschmelzung der Media mit r_3

Media
- a) Bruch und Fehlen der proximalen Media, M = gap, S = interrupted L_4
- b) aufsteigender Mediaabschnitt unvollständig, S = interrupted
- c) aufsteigender Mediaabschnitt verdickt, S = clump, oder mit Verästelung bis zur Plexusbildung
- d) verstärkte Mediakurve
- e) Media am Flügelrand mit r_3 in einem Punkt vereinigt
- f) Ende der Media am Flügelrand extrem weit vom r_3 entfernt

hintere Querader
- a) unvollständig, S = break, M = abrupt, vti
- b) Verbreiterung, S = broad vein, Verzweigung und Plexusbildung, S = extra vein, M = plexus

Cubitus
- a) unvollständig, S = interrupted L_5
- b) Verbreitung mit Plexusbildung

Veränderungen des gesamten Flügelmusters
  „multipler Plexus“

Veränderungen der Flügelform
- a) aufwärtsgebogene Flügel, S = curly wings
- b) blasige Flügel
- c) gewellte Flügel
- d) Miniaturflügel

Ergebnisse der Züchtungsversuche

1. Flügelrand und Costa

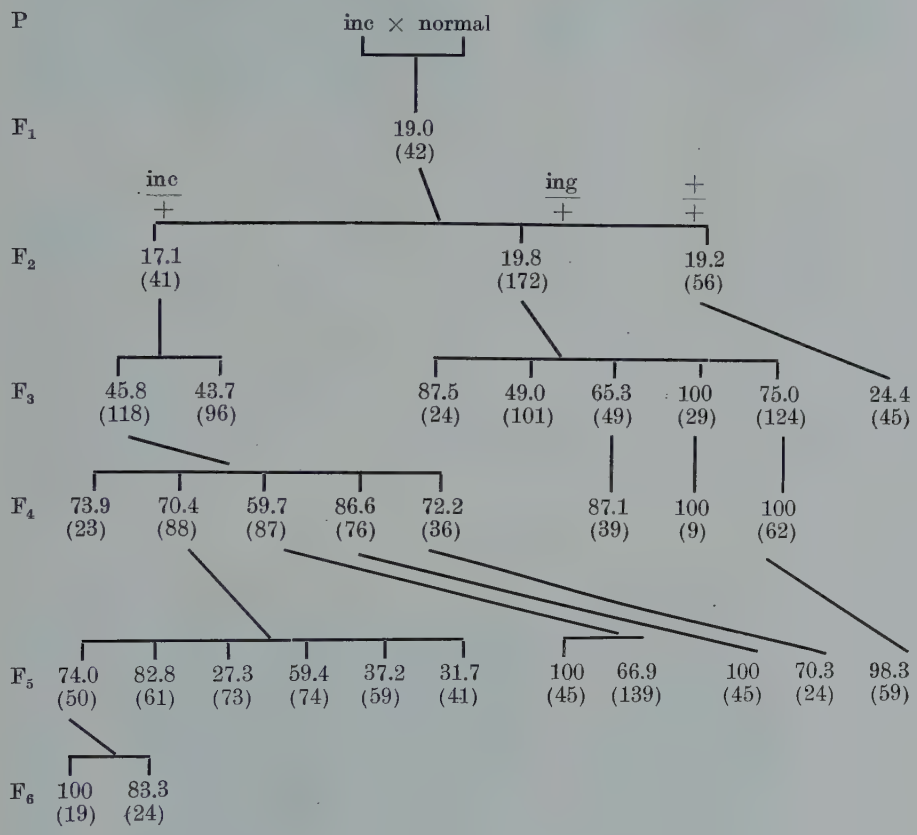
Flügelrandausschnitte treten in Laborkulturen nicht selten auf. Sie wurden von BODENSTEIN (1940) bei seinen Temperaturversuchen und auch in der Nachzucht unserer mit Röntgenstrahlen behandelten Imagines beobachtet. In unserem unbehandelten Stamm 525, der aus der F_3 eines anderen mit Neigung zu der Aderanomalie r_2A (vgl. 4. Abschn.) abgeleitet wurde, konnte von einem erstmals aufgetretenen Weibchen mit Flügelrandausschnitten ausgehend, eine 100proz. Manifestation des Merkmals (inc) erreicht werden. Die Expressivität des Merkmals schwankt zwischen schwachen Wachstumsstörungen in einem kleinen Areal mit fehlender Randbehaarung bis zu großen Ausbuchtungen, die sich vorwiegend in der Nähe der Flügelspitze befinden. Sie war nach mehreren Inzuchtgenerationen größer als zu Beginn (Abb. 2).

Abb. 2. Extreme Ausbildung des Merkmals inc in der 4. Inzuchtgeneration des Stammes 525

Der Stammbaum 525 wird hier als Musterbeispiel für den Verlauf der Selektion, wie er auch für andere später zu besprechende Merkmale charakteristisch ist, wiedergegeben. Insgesamt ist eine allmähliche Zunahme der Penetranz zu bemerken, wenn auch einzelne Nachkommenschaften einen Rückgang der Manifestationsrate haben. Nicht-inc-Geschwister aus der F_4 (sie hatten das Merkmal mpi, vgl. 7. Abschn.) erzeugten einen kleineren Prozentsatz als ihre Eltern. Bei der Nachzucht wurde dieser trotz Selektion nach inc weiter verringert. Vermutlich unterdrückt mpi das Merkmal inc. Ein anderer Stamm gleicher Herkunft, der mit einem inc-♀ und zwei nicht modifizierten Brüdern gegründet wurde, ließ neben inc und mpi drei weitere Aderanomalien (r_2A, vtpi und vtpA) auskreuzen, nachdem in der F_3 eine 100proz. Manifestation von inc erreicht war.

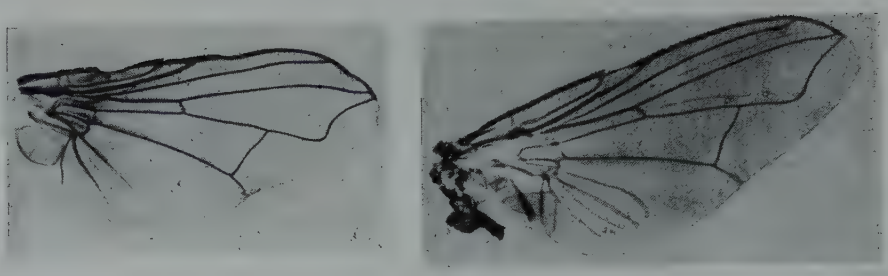
Das Merkmal inc ist rezessiv und wird autosomal übertragen.

Stammbaum 525 mit Selektion nach inc



Von der F_2 ab wurden nur Merkmalsträger gepaart. Die Zahlen geben jeweils die Nachkommenschaft eines Geschwisterpärchens an. Die obere Zahl ist der Prozentsatz der inc-Fliegen, die eingeklammerte Zahl ist die Gesamtzahl der Nachkommen.

In Verbindung mit dem Merkmal inc kommt es auch zu Unterbrechungen der Costa und zu Deformationen des vorderen Flügelrandes (Abb. 3 a). Diese aberrante Form scheint eine Variante des inc-Merkmals zu sein, denn sie trat nur in einer Nebenlinie unseres Stammes auf. Dagegen konnte ein Typ mit Costa-Unterbrechung, wie er auch von SULLIVAN (costal break) beschrieben wird, in einem anderen Stamm, und zwar familiär gehäuft, nachgewiesen werden. Bei ihm ist die Costa regelmäßig zwischen der Einmündung der Subcosta und des Radius 1 unterbrochen (Abb. 3 b).



3a 3b

Abb. 3a. Costa-Defekt und Deformation des Flügelrandes
Abb. 3b. Costa-Unterbrechung in Form des „costal break"

Aberrante Verzweigungen, wie sie bei fast allen anderen Adern angetroffen werden, treten an der Costa relativ selten auf. In unseren Inzuchtversuchen wurden sie im Gesamtbild des Typs „multipler Plexus" (10. Abschn.) gefunden, und zwar als zapfenförmige Auswüchse oder Neubildungen von Queradern, die nach dem Radius 2 verlaufen. Ein besonderer Typ mit zusätzlicher Verzweigung hat eine kleine hakenförmige Astbildung, die nur auf das äußerste Ende der Costa beschränkt ist (Abb. 1, cA). Dieses Merkmal erschien in verschiedenen Stämmen, so z. B. bei der Selektion von r_2A (4. Abschn.) und vti (6. Abschn.); es manifestierte sich aber auch allein.

2. Subcosta

Erbliche Anomalietypen der Subcosta traten übereinstimmend mit den grundsätzlichen Aberrationen bei anderen Flügeladern in folgenden Formen auf: a) unvollständige Ausbildung der Subcosta auf ihrem distalen Abschnitt (Subcosta incompleta = sci, Abb. 4), b) zusätzliche Erweiterungen der Subcosta.

Während die Adererweiterungen in unseren Kulturen nur in Verbindung mit komplexen Störungen des Flügeladermusters (multipler Plexus und

Abb. 4. Erblicher Anomalietyp der Subcosta „sci"

andere Anomalien) erschienen, manifestierte sich das Merkmal sci in einer Inzuchtlinie des Stammes B1 progressiv: $F_3 = 10\%$, $F_4 = 58{,}3\%$, $F_5 = 82{,}2\%$, $F_6 = 100\%$. Der sci-Typ stimmt phänotypisch mit der Mutante sb von SULLIVAN und HIROYOSHI (1960) und der Mutante b von LICHTWARDT u. a. (1960) überein.

3. Radius 1 (1. Längsader)

Im Vergleich mit den beiden anderen Radiusästen zeichnet sich der r_1 durch seine Stabilität aus. Sehr selten wurde eine Unterbrechung dieser Ader gefunden, häufiger dagegen Mißbildungen in Form einer zusätzlichen Verzweigung und Ausweitung des angrenzenden Flügelfeldes zu einem stärker chitinisierten und dunkel pigmentierten Fleck. Die speziell auf den Radius 1 gerichteten Anomalien ließen auf Grund ihrer Seltenheit und ihres nur vereinzelten Auftretens keine Schlüsse auf den Übertragungsmodus zu.

4. Radius 2 (2. Längsader)

Zusätzliche Verzweigungen können auf der gesamten Länge des r_2 in verschiedener Form auftreten, jedoch erwies sich der Abschnitt kurz vor der Einmündung in die Costa als besonders labil. An dieser Stelle kann die Anomalie — vorwiegend auf beiden Flügeln in identischer Ausprägung — in einer knopfförmigen Bildung, die mit dem r_2 verbunden ist oder isoliert steht, oder in einer verzweigten bzw. unverzweigten Querader zum r_3 und

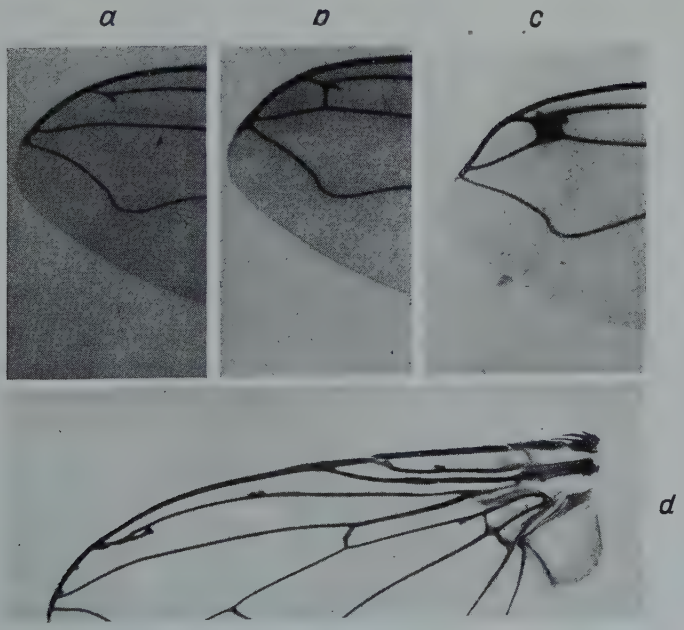


Abb. 5. Zusatzaderbildung am Radius 2. a kurzer Seitenast, b Queraderbildung, c Bandbildung, d Aderverdoppelung

schließlich in einem stark pigmentierten Band (Abb. 5 a, b und c) bestehen. In dem Inzuchtstamm (St. 109) gelang es, die Übertragung dieser Anomalien über 13 Generationen zu verfolgen. Es zeigte sich, daß die Penetranz bis zu 100% gesteigert werden kann und daß die Expressivität in der oben geschilderten Weise zunimmt. Der Selektionsverlauf wird in der nachstehenden Tabelle wiedergegeben (r_2A = Astbildung, r_2Pl = Plexusbildung, r_2Pl-Q = Plexus und Queraderbildung). Die Stammeltern waren ein normales Weibchen und ein r_2A-Männchen. In den Filialgenerationen F_1 bis F_{13} waren jeweils beide Eltern modifiziert.

Tabelle (St. 109)

Generation	Elterntyp	Modifizierte in %	Bemerkungen
F_1	r_2A	6,1	
F_2	r_2A	18,0	
F_3	r_2A	74,0	vereinzelt Doppelast, oder leicht verzweigt (Pl)
F_4	r_2A—Pl	100,0	ein Fall mit Queraderbildung (Q), Abb. 5b
F_5	r_2Pl	14,6	
F_6	r_2Pl—Q	66,7	
F_7	r_2Pl	100,0	darin 23,2% r_2Pl+Q
F_8	r_2Pl	100,0	darin 34,9% r_2Pl+Q von F_8 an wurden nur noch Fliegen mit r_2Pl+Q gepaart
F_9	r_2Pl	100,0	darin 22,5% r_2Pl+Q
F_{10}	r_2Pl	100,0	darin 75,0% r_2Pl+Q
F_{11}	r_2Pl	100,0	darin 62,9% r_2Pl+Q
F_{12}	r_2Pl	100,0	darin 90,1% r_2Pl+Q
F_{13}	r_2Pl	100,0	darin 80,5% r_2Pl+Q

Neben dem geschilderten r_2 A-Typ mit Neigung zur Queraderbildung trat im Stamm B1 (Bonn) eine weitere Variante, die in Stämmen von anderen Fundorten nie gefunden wurde, auf (Abb. 5 d). Sie erinnert an die Aderanomalie, die bei dem *Drosophila*-Stamm „Muller-5" häufig beobachtet wird, und zeigt eine Aderverästelung parallel zum r_2 und mit ihr gekoppelt multiple Verdickungen auf der Länge dieser Ader. Insgesamt wurde in 13 Stämmen verschiedener Fundorte eine erbliche Übertragung von r_2A-Anomalien durch Zuwachs nachgewiesen. In jedem Fall erwies sich das Merkmal als rezessiv und autosomal.

Der zweite Anomalietyp des Radius 2 besteht in einem Schwund des äußersten Endes dieser Ader (r_2i, Abb. 6). Die Stelle, an der der Radius endet, entspricht dem Punkt der r_2A- bzw. r_2Pl-Bildung (s. oben). Das Merkmal r_2i trat wiederholt in aufeinanderfolgenden Generationen eines unserer Inzuchtstämme auf, wurde aber nicht selektioniert. Indessen gelang es Sullivan (1960), einen reinen Stamm mit phänotypisch übereinstimmendem Charakter zu züchten, der mit „tipless L_2" bezeichnet wird.

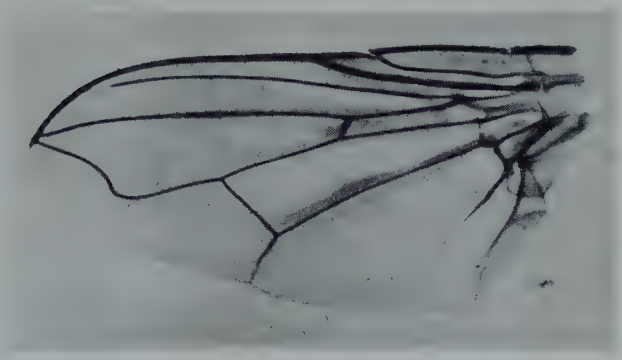


Abb. 6. Schwund der Spitze des Radius$_2$ (r_{2i})

5. Radius 3 (3. Längsader)

Erbliche Anomalien des Radius 3 können in Form von Defekten durch Aderschwund bzw. zusätzlichen Verzweigungen entsprechend wie beim Radius 2 in Inzuchtlinien nachgewiesen werden. Letztere wurden nur in Verbindung mit dem Anomalietyp „multipler Plexus" gefunden (10. Abschn.). Anders verhielt es sich mit den Stückverlusten, bei denen zwei topologisch verschiedene Formen unterschieden werden konnten. Die eine mit Schwund auf dem Mittelabschnitt trat stets in Verbindung mit einem Schwund an anderen Adern (hintere, vordere Querader und Media) auf. So wurde beispielsweise die Häufigkeit des Merkmals in 4 aufeinanderfolgenden Inzuchtgenerationen bei Verwendung nur eines einzigen Merkmalsträgers bei der Aufstellung dieser Linie (im übrigen wurden vtpi- und nichtmodifizierte Fliegen verwendet) auf 26% gesteigert. Bei der Selektion des Merkmals vtai (6. Abschn.) traten nach 4 und 5 Generationen komplexe Ausfälle im Gebiet des Radius 3 und der Media gleichzeitig auf. Hier hatte es den Anschein, als ob mit fortschreitender Inzucht ständig Faktoren eliminiert würden, die für die Ausbildung dieses gesamten Flügelareals normaliter erforderlich sind.

Neben diesem Typ mit Schwund des Mittelabschnittes wurde ein weiterer, sich allein manifestierender Typ beobachtet, bei dem nur die Aderspitze fehlt. Er entspricht dem „tipless L_3" von SULLIVAN (1960).

6. Vordere Querader (Vena transversa anterior, Abk. vta)

Im Laufe der Inzucht- und Selektionsversuche mit Wildstamm-Eltern traten an der vorderen Querader (vta) folgende übertragbare Anomalien auf:

1. vta vervielfacht oder verbreitert (Abk. vtaM)
2. vta unterbrochen oder verschwunden bei normalem Verlauf des Radius 3 und der Media (Abk. vtai, vtal)
3. vta verschwunden durch Vereinigung des Radius 3 mit der Media im Bereich der vta (Abk. rmV, Abb. 7).

Die Verdoppelung und Vielfachbildung der vta, die auf einer abnormen Vermehrung der Flügelzellen und einer hämolymphehaltigen Bläschenbildung beruht, kann extrem gesteigert sein, so daß das gesamte Flügelfeld zwischen

Abb. 7. Typ „rmV" mit Verschmelzung von Radius$_3$ und Media

dem Radius 3 und der Media von akzessorischen Queradern durchzogen wird. In einem Stamm (St. 656) wurde durch Merkmalsselektion eine 100proz. Manifestation erreicht. Nachdem in der F_3 genügend modifizierte Fliegen zur Verfügung standen, konnte folgende Linie gezüchtet werden:

Filial-generation (St. 656)	3	4	5	6	7	8	9	10
Anzahl der Nachkommen	203	101	41	55	28	69	42	9
% vtaM	46,2	95,0	92,2*	98,1	96,4	97,1	100	100

* In einer Nebenlinie wurde in der F_5 bereits eine 100proz. Penetranz erreicht.

Zwischen dem vtaM-Typ und den anderen vta-Anomalien vtai, vtal und rmV besteht ein genetischer und entwicklungsphysiologischer Zusammenhang. Unter den 203 Individuen der F_3 der obengenannten Linie waren 3% rmV-Tiere und bei einer anderen vtaM-Selektion, die im Abstand von einem Jahr mit Stammeltern vom gleichen Fundort durchgeführt wurde, traten vereinzelt vtal-Formen auf.

Das Merkmal vtai und seine extreme Form vtal trat in zwei Stämmen vom gleichen Fundort (Warmtierhaus Buch) auf. Neben dem hier interessierenden Merkmal waren die Typen r_3i, vtaM, mpi und vtpA enthalten. Eine Linie des einen Stammes (St. 580), die von der F_9 ab ausschließlich durch Paarungen von vtal-Geschwistern vermehrt werden konnte, hatte in der 12. bis 22. Generation nur noch vtal-Nachkommen, unter denen vereinzelt die Anomalien r_3i und mi mit vtal zugleich in Erscheinung traten. Um anzudeuten, wie schwierig es ist, einen gewünschten reinen Stamm für ein bestimmtes Merkmal zu erhalten, sei erwähnt, daß in dem Hauptstamm, von dem sich die hier besprochene Linie ableitete, insgesamt 140 Zuchtansätze notwendig waren.

Die allmähliche Steigerung der Penetranz vor der 100proz. Manifestation (F_8 bis F_{11}) läßt erkennen, daß das Merkmal von mehreren Faktoren abhängt. Es ist zweifellos rezessiv und, wie Kreuzungsversuche ergaben, nicht geschlechtsgebunden.

Von Stammeltern des gleichen Fundortes (Warmtierhaus Buch) ausgehend wurde ein Stamm (St. 668) aufgestellt, in welchem die Züchtung

einer reinen Linie mit dem Merkmal rmV (Verschmelzung des Radius 3 mit der Media, Abb. 7) gelang. Das Flügelfeld im Bereich der vta ist bei diesem Typ nicht vorhanden. Radius 3 und Media sind zu einer einheitlichen und verdickten Ader verschmolzen und trennen sich erst hinter dem ersten Viertel der Flügelachse. Außer den Merkmalen vtpi und vtpl (8. Abschn.), die teilweise gekoppelt mit rmV auftraten, waren in dem Stamm enthalten: r_2A, r_3i und mai (7. Abschn.). Als erste Anomalie erschienen unter den sonst normalen F_1-Nachkommen 2 Fliegen mit vtpi (8. Abschn.), mit denen die Selektionslinie angesetzt wurde. Die F_2 enthielt bereits 5,9% rmV-Nachkommen, deren Nachzucht in der F_5 bis zur F_{20} eine reine Linie bildete. Ab F_{15} nahm die Nachkommenzahl stetig ab; die F_{20} bestand nur noch aus 5 unfruchtbaren Tieren.

Mit einem weiteren Pärchen vom gleichen Fundort wurde ein weiterer Stamm (St. 666) gezüchtet, der ebenfalls in einer Linie zu einer raschen Reinzucht führte.

Verlauf der Selektion nach rmV (gerichtete Selektion ab F_3):

Stamm	Generation	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13—20
666	Anz. d. Nachk.	65	53	10	52	32	31	61	16	20	—	—
	% Merkmalsträger	100	100	100	100	100	100	100	100	100	—	—
668	Anz. d. Nachk.	94	216	44	109	192	51	65	63	46	30	5 bis 27
	% Merkmalsträger	100	84,6	100	100	91,3	100	100	100	100	100	100

Das Merkmal rmV verhält sich nach dem Erreichen der Isogenie wie ein einfaches rezessives, nichtgeschlechtsgebundenes Gen. Das ergab sich aus einem Test mit unserem Normalstamm und rmV-Fliegen aus der F_7 des Stammes 666. Die Kreuzung rmV × wild und die reziproke Kreuzung ergaben in der F_1 nur normale Tiere, die F_2 bestand bei der Kreuzung rmV ♂ × wild ♀ mit insgesamt 1709 Nachkommen zu 25,5% und bei reziproker Kreuzung mit 2769 F_2-Nachkommen zu 24,5% aus Merkmalsträgern. Das Mittel mit 24,8% ist eine gute Annäherung an das theoretische Spaltungsverhältnis eines einfachen rezessiven Gens. Der entsprechende Test mit rmV-Fliegen aus Stamm 668, F_7 (mit einer 91,3proz. Manifestation, vgl. ob. Tab.) ergab bei 2537 F_2-Nachkommen nur 21,2% Merkmalsträger. Offenbar steht der verringerte Prozentsatz der F_2-Nachkommen dieses Kreuzungstests mit der unvollständigen Penetranz in der F_7 unserer Selektionslinie im Zusammenhang.

7. Media

Die Verschmelzung des Radius 3 mit der Media wurde im vorhergehenden Kapitel behandelt, weil dieser Anomalietyp in Zusammenhang mit dem Merkmal vtaM steht.

Neben diesem Typ wurden an der Media sechs weitere erbliche Anomalien festgestellt (vgl. Übersichtstabelle). Unter diesen war die unterbrochene Media am häufigsten. Sie wurde in 7 unabhängigen Stämmen festgestellt. In Kombination mit dem Schwund der vta kann bei fortgeschrittener Inzucht die leichtere Form (Schwund des proximalen Abschnittes, Abk. mpi, Abb. 8 a) gesteigert werden bis zu einem Fehlen der Media (mi, Abb. 1 u. 8 b und c) bis an die Insertionsstelle der hinteren Querader. Unabhängig von diesem Muster tritt ein anderer Typ mit Schwund des aufsteigenden Mediaabschnittes (mai, Abb. 8 d) auf.

Der Verlauf der Selektion nach mpi sei an Hand einer Linie des Stammes W28 dargestellt. Diese Linie wurde in der F_3 mit einem vtpi-Männchen (Unterbrechung der hinteren Querader) und einer seiner nichtmodifizierten Schwestern gegründet. Nach 10 folgenden Inzuchtgenerationen wurde in direkter Linie eine 100proz. Penetranz erreicht (Tab. St. W28).

Tabelle (St. W 28)

Generation	Phänotyp der Eltern	Anzahl der Nachkommen	Modifizierte in %, Typ:		
			mpi	vtpi	vtpA
F_1	n×n*	92	0,0	0,0	0,0
F_2	n×n	63	0,0	1,6	1,6
F_3	vtpi×n	41	2,4	0,0	0,0
F_4	mpi×mpi	113	14,2	2,6	0,0
F_5	mpi×mpi	383	47,2	5,7	0,5
F_6	mpi×mpi	12	75,0	0,0	0,0
F_7	mpi×mpi	72	98,6	0,0	0,0
F_8	mpi×mpi	79	97,0	10,1[1]	0,0
F_9	mpi×mpi	31	96,7	0,0	0,0
F_{10}	mpi×mpi	39	87,1	0,0	2,7
F_{11}	mpi×mpi	168	75,6	0,0	0,0
F_{12}	mpi×mpi	118	66,9	0,0	0,0
F_{13}	mpi×mpi	127	99,2	0,0	0,0
F_{14}	mpi×mpi	51	100,0	0,0	0,0
F_{15}	mpi×mpi	21	100,0	5,0[1]	0,0

*n = nicht modifiziert.

[1] Diese Merkmalsträger hatten beide die Merkmale mpi und vtpi.

Andere Linien aus dem gleichen Stamm und aus anderen Stämmen hatten einen gleichartigen Verlauf. Trotz ununterbrochener Bruder-Schwester-Kreuzung (alle Merkmalsträger) schwankte die Penetranz über eine Anzahl Generationen, bis schließlich eine 100proz. Manifestation erreicht wurde (St. 635, 6 General. mit 100proz. Penetr.). In jeder Linie trat mit der Erreichung der reinen Merkmalszucht sogleich eine starke Vitalitätsminderung ein, die nach kurzem zum Erlöschen der Stämme führte.

Das Merkmal mpi verhält sich wie ein rezessiver, nichtgeschlechtsgebundener Charakter, und die langsam verlaufende Selektion zeigt, daß

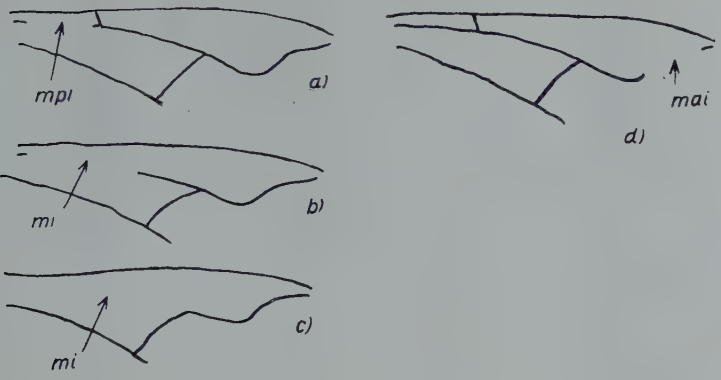


Abb. 8. Formen der Media-Unterbrechung

eine Reihe von Faktoren für die Manifestation erforderlich ist. Vermutlich handelt es sich auch bei dieser Selektion mit strenger Geschwister-Inzucht um eine allmähliche Elimination einzelner Faktoren, die normaliter in ihrer Gesamtheit die „normale" Entwicklung an dem Merkmalsort kontrollieren. Durch ihren Fortfall wird zugleich eine erhöhte Letalwirkung herbeigeführt.

Die Übertragung des aberranten Typs „unterbrochener aufsteigender Mediaabschnitt" (Media ascendens interupta, Abk. mai) konnte in einer Linie eines Stammes, der ursprünglich nach dem Merkmal vtpA (8. Abschn.) selektioniert wurde, mit ununterbrochener Wiederkehr jedoch nur mit geringer Frequenz (bis zu 14,0%) beobachtet werden. Ebenso wurde er über zwei Folgegenerationen in einem weiteren Stamm gefunden, der mit einem normalen Männchen und einem Weibchen mit „blasigen" Flügeln (11. Abschn.) gegründet wurde. Hier erreichte die Manifestation (ohne Selektion nach mai) weniger als 10%. Diese Befunde zeigen, daß mai genetisch bedingt ist.

Abb. 9. Variationstypen des vtpi

Eine spezielle Anomalieform für die aufsteigende Media ist die (unverzweigte) Verdickung dieses Aderabschnittes (Abk. maV). Vermutlich ist sie vergleichbar mit dem von SULLIVAN (1960) beschriebenen, rezessiven „clump". Wir fanden diese aberrante Form in zwei Inzuchtlinien, die aus dem HCCH-resistenten Stamm (EICHLER) hergeleitet waren. In diesen und den Seitenlinien traten neben maV folgende weitere Anomalien auf: mpi, blasiger Flügel, vtpA (s. 8. Abschn.) und zerknitterter Flügel mit curly-Charakter (11. Abschn.). In den Selektionslinien erschienen neben maV hakenförmige Extrabildungen an der aufsteigenden Media, die auch SULLIVAN im Zusammenhang mit clump beschrieb und über die anschließend die Rede sein wird. In unseren beiden Selektionslinien konnte das Merkmal maV über 7 Generationen verfolgt werden und erreichte eine 100proz. Manifestation in zwei aufeinanderfolgenden Generationen unter gleichzeitiger starker Fertilitätsminderung (in beiden Generationen waren nur 7 Imagines geschlüpft).

Unabhängig von dem Merkmal maV beobachteten wir in zwei Stämmen verschiedener Herkunft (Buch) die Bildung von dendritenartigen Verzweigungen in der Region der aufsteigenden Media (Abk. maA). In einer Linie des einen Stammes wurde die maA-Selektion über 10 Generationen durchgeführt. Sie zeigte eine ungleichmäßige Penetranz. Ab F_4 konnten ausschließlich Merkmalsträger zur Nachzucht verwendet werden, die folgende Nachkommenschaften produzierten:

F-Generation	4	5	6	7	8	9	10
Zahl der Nachkommen	99	36	81	2	12	20	21
darunter maA-Fliegen in %	20,2	38,8	39,5	(100,0)	75,0	35,0	52,4

Wie zu erwarten, erfährt das Merkmal maA seine extreme Ausprägung bei dem Typ „multipler Plexus" (10. Kapitel) mit ausgedehnten zusätzlichen Verzweigungen (Abb. 10).

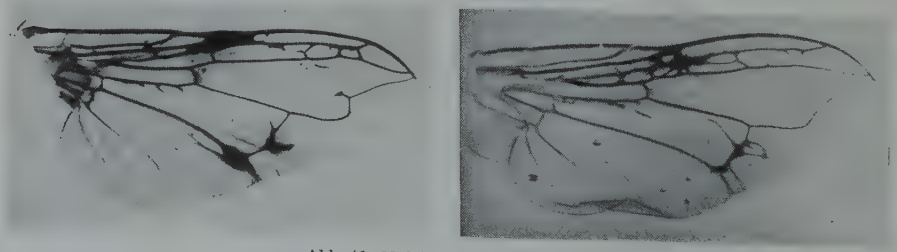


Abb. 10. Multipler Plexus (mpl)

An der unteren großen Kurve der Media wurde in verschiedenen Stämmen eine charakteristische Anomalie in Form einer kleinen flächigen und dunkel pigmentierten Erweiterung beobachtet (Abb. 1, maPl). Wegen ihrer geringen Penetranz wurde diese Anomalie, die sich wiederum bei dem Typ

Übersichtstabelle der erfolgreichen Selektion verschiedener Flügelanomalien

Abgekürzte Bezeichnung des Merkmals	Stamm Nr.	1. Auftreten in % und Generation	Erste 100% Manif. in Generation	Erreichte Generationen in reiner Linie	Im Stamm enthaltene andere Merkmale
mpl	648	4,5 F_3	F_4	5	vtpi, r_2A, maA
	664	5,6 F_6	F_9	5	vtaM, mpi, mai
rmV	668	5,9 F_2	F_3	16	mai, r_3i, vtpi, r_2A
	666	5,4 F_2	F_3	9	vtaM, vtpi, mpi
vtaM	656	7,4 F_2	F_5	6[1]	vtpi
bl	631	18,8 F_3	F_4	5	vtpi, mpi, cy
cy	630	14,3 F_4	F_5	7	bl, vtaM
	671	3,6 F_2	F_4	7	—
r_2A—Pl	109	6,1 F_1	F_4	7	vtpA, maA
vtpi	516	14,7 F_1	F_6	3[2]	inc
vtai—1	578	2,9 F_2	F_5	4	vtpA, mpi,
	580	63,3 F_3	F_{12}	11	r_3i
maA	658	1,3 F_2	F_7	F_4 bis F_{10}[3]	mpi
maV	682	1,4 F_1	—	F_2 bis F_6[3]	vtpA, bl, r_2A
	681	17,2 F_2	F_3	2	vtpA, mpi, bl, cy
mai		0,6 F_3	F_4	—	bl
mpi	W 28	1,3 F_2	F_8	2	vtpA, inc, vtpi
	635	0,8 F_1	F_4	3	mai, bl
vtpA—Pl	522	?	F_7	4	vtpi, d 3, mpi
inc	525	19,0 F_1	F_3	2	bl, mpi

[1] Penetr. zw. 92% u. 100%. — [2] 5 Generat. zw. 95- bis 100%ige Penetranz. — [3] Mit unvollständiger Penetranz.

„multipler Plexus" in extremer Weise auf einen großen Abschnitt der aufsteigenden Media erstrecken kann, nicht weiterverfolgt.

Zwei andere erbliche Anomalien betreffen den Verlauf der Mediaspitze. In mehreren Laborstämmen konnte ein Variieren der relativen Lage der Spitzen des Radius 3 und der Media zueinander festgestellt werden. Der Typ mit gemeinsamer Einmündung beider Adern in die Costa konnte in einem reinerbigen Stamm erhalten werden (Abb. 1, s). Er trat außerdem gehäuft in einem Stamm auf, in dem er mit vtai und r_2A gekoppelt war.

Der gegensätzliche Typ mit weit entfernt vom Radius 3 endigender Media wurde ebenfalls in einem Stamm, in welchem vtai sich manifestierte, über mehrere Generationen manifest, jedoch gelang die Nachzucht mit den in Frage stehenden Merkmalsträgern nur in einem einzigen Fall. Sie erzeugten nur 9 Nachkommen, von denen 2 vom gleichen Typ waren, nachdem zuvor in vier Generationen das Merkmal unter den Nachkommen von vtai-Eltern sich in einem sehr kleinen Prozentsatz gezeigt hatte. Immerhin ist in dieser Stammlinie die Übertragung des Merkmals und die mit ihm verbundene Letalwirkung offensichtlich.

8. Hintere Querader (Vena transversa posterior, Abk. vtp)

An der hinteren Querader treten wiederum die bei anderen Adern beschriebenen aberranten Typen auf: Aderunterbrechung und Extrabildung in Form von ast- oder bäumchenähnlichen Verzweigungen. Letztere sind mit extremer Expressivität eine typische Bildung für „multipler Plexus" (Abb. 10).

Milani (1956) und Sullivan (1960) beschrieben die Mutanten „abruptex", „break", „vti", die phänotypisch mit unserer Form (mit vtpi bezeichnet) übereinstimmen (Abb. 9). Aus einem Stamm, der auch die Varianten inc und mpi enthielt, konnte eine reine Linie in folgender Selektionsreihe erzielt werden:

Filialgeneration	Phänotyp der Eltern ♂×♀	Nachkommen	
		Anzahl gesamt	% vtpi
1	vtpi×n	21	14,7
2	vtpi×n	33	48,4
3	vtpi×vtpi	58	84,4
4	vtpi×vtpi	67	95,5
5	vtpi×vtpi	34	97,0
6	vtpi×vtpi	40	100,0
7	vtpi×vtpi	7	100,0
8	vtpi×vtpi	13	100,0

Die phänotypische Expression des Merkmals vtpi ist variabel. Sie äußerte sich in unseren Stämmen in einem Schwund der vtp auf einem oder beiden

Enden oder in der Mitte oder in einem völligen Fortfall der Ader. Dieselben Typen wurden als genmilieu- und temperaturabhängig bei *Drosophila* festgestellt (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1934). indessen ließen sich bei *Musca* keine Beziehungen zu den anderen im jeweiligen Stamm vorhandenen Aberrationstypen beobachten. Überhaupt keine Verbindung konnte mit der Manifestation des Merkmals vtai bzw. vtal ermittelt werden.

Die Bildung zusätzlicher Aderverzweigungen an der vtp (Abk. vtpA) wurde in Stämmen mit komplex gestörtem Muster regelmäßig angetroffen (Abb. 1 u. Abb. 10). MILANI beschrieb den gleichen Phänotyp bei seiner Mutante „plexus", und SULLIVAN fand diese (genetisch noch nicht analysierte) Form, die er mit „extra veins" bezeichnet.

In 4 Zuchtstämmen (St. 522, 591, 633 u. 634) wurde das Merkmal vtpA mit schwankender Penetranz und zunehmender Expression in mehreren Generationen übertragen und schließlich bis zu einer 100proz. Manifestation gebracht. Eine aus der F_3 des Stammes 522 abgeleitete Selektionslinie soll den Selektionsverlauf hier demonstrieren:

Stamm 522

Filialgeneration	Phänotyp der Eltern	Nachkommen gesamt	% vtpA			
3	vtpA	122	60,6			
4	vtpA	229	48,3			
5	vtpA	29	51,7			
6	vtpA	138	92,7			
7	vtpA	107	87,9	Neb. Linie	(38)	100,0%
8	vtpA	35	91,3			
9	vtpA	23	100,0	Neb. Linie	(26)	88,4%
10	vtpA	47	100,0	„ „	(101)	90,1%
11	vtpA	7	100,0	„ „	(26)	100,0%

Zwei weitere Anomalien, deren Typ in Generationenfolgen mit sehr schwacher Penetranz auftrat, seien an dieser Stelle erwähnt. Der eine Typ ist gekennzeichnet durch eine Längsspaltung der vtp und erschien in 3 Generationen bei gleichzeitiger Anwesenheit der Anomalie mpi. Der andere Typ entwickelte eine Zusatzader im inneren Winkel der Media und der vtp, die mit den beiden normalen Adern ein Delta bildete (Abb. 1).

9. Cubitus (5. Längsader)

Zusätzliche Cubitusverzweigungen wurden regelmäßig im Zusammenhang mit komplexen Aderverzweigungen (multipler Plexus) gefunden. Sehr selten traten sie als einzeln sich manifestierendes Merkmal auf. Immer waren dann die Geschwister der Merkmalsträger mit mehreren Anomalien (r_2Pl, vtpA/Pl) behaftet, und in den verwandten Linien bestand eine Neigung zu „multipler Plexus".

Cubitusunterbrechung konnte in unseren Stämmen nur ein einziges Mal beobachtet werden, doch dürfte dieser Anomalietyp ebenso oft existieren wie andere Formen dieser Art. SULLIVAN hat ihn ebenfalls beschrieben (interrupted L_5) und eine genetische Analyse angekündigt. Cubitus interruptus (Timoféeff-Ressovsky) ist eine *Drosophila*-Mutante mit demselben Phänotyp.

10. Multiple Bildung von Extraadern (multipler Plexus)

Dieser Typ zeigt verzweigte und flächige Veränderungen fast aller Adern. Wie bei den bisher besprochenen, auf einzelne Punkte des Flügels begrenzten Anomalien beruht die Störung des Adermusters auf der unvollständigen Umbildung der primären Lagunen des Puppenflügels. Entsprechende komplexe Plexusbildungen sind bei *Polenia rudis* als spontane Modifikation und bei *Drosophila* als induzierte Mutation (delta) bekannt.

Das in unseren Inzuchtstämmen aufgetretene Merkmal „multipler Plexus" (Abk. mpl) ist hinsichtlich seiner Expression variabel (Abb. 10). In der Regel werden Zusatzbildungen in folgenden Regionen angetroffen: Flügelfeld zwischen dem Radius 1 und dem Radius 3, Region des anomalen Typs r_2A/Pl, vordere Querader-Region, Umgebung der hinteren Querader und des aufsteigenden Mediaabschnittes.

Die Reinzucht des Merkmals mit gleichzeitiger Penetranz- und Expressionssteigerung gelang in zwei Stämmen aus Wildfliegen verschiedener Herkunft. Eine Linie (Stamm 648, Hühnerstall-Buch) hatte folgenden Verlauf:

St. 648

Filial-generation	Phänotyp der Eltern	Nachkommen		
		Anzahl	mpl in %	andere Anomalien außer mpl
1	n×n	222	0,0	vtpi, r_2A
2	n×n	341	0,0	vtpi, vtpA
3	n×n	289	4,5	blasig, curly
4	mpl×mpl	259	38,2	t (Tarsenreduktion)
5	mpl×mpl	107	96,2	
6	mpl×mpl	31	77,4	
7	mpl×mpl	35	82,9	t
8	mpl×mpl	44	100,0	
9	mpl×mpl	30	96,6	
10	mpl×mpl	59	100,0	t
11	mpl×mpl	66	100,0	
12	mpl×mpl	10	100,0	

In Nebenzweigen der dargestellten Selektionslinie erschienen von der F_4 ab Individuen, die neben dem Merkmal mpl das Merkmal t (Tarsen-

reduktion) hatten. In einem dies[illegible] proz. Häufigkeit bei 100proz. Manifestation von [illegible]

Ab F_3 erschienen mpl-Typen mit Neigung [illegible] omalie des Blasenflügels. Diese Tendenz war auch in dem zweiten Stamm (St. 664, gleicher Fundort) festzustellen, in dessen einem Zweig — unabhängig von mpl — die aberranten Typen vtaM, mpi und mai vertreten waren.

11. Aberrante Flügelformen

Außer den bisher besprochenen Anomalien des Adermusters wurden 4 erbliche Aberrationen gefunden, bei denen die Form des gesamten Flügels verändert war. Es handelt sich um folgende Typen: aufwärts gebogene Flügel = curly (Abk. cy), blasige Flügel (Abk. bl), gewellte Flügel (Abk. gw) und Miniaturflügel (Abk. m). Alle diese Merkmale verhalten sich wie rezessive Gene und sind nicht geschlechtsgebunden.

a) Aufwärts gebogene Flügel (cy)

Dieser Typ wurde auch von SULLIVAN (1957) gefunden und mit „curly wings" beschrieben, jedoch blieb bei seinem Stamm (Ottawa) die Selektion einer reinen Linie erfolglos. Hingegen konnte in zwei unserer Inzuchtstämme, die von Fängen am gleichen Ort (Kalttierhaus Buch) und in einem dritten Stamm (gleiche Herkunft, jedoch in zeitlichem Abstand von einem Jahr) dieser Typ in reinen Linien erhalten werden. In zwei Linien wurde das Merkmal 100proz. über 7 Inzuchtgenerationen übertragen, in deren Verlauf die Fortpflanzungsfähigkeit zum völligen Erlöschen (11. Inzuchtgeneration) kam.

In einem der erwähnten Stämme (St. 631) wurde im Zuchtverlauf neben dem Merkmal cy der anschließend zu besprechende Typ „blasige Flügel" herausgekreuzt.

b) Blasige Flügel (bl)

Bei diesem Typ sind „leere" bzw. mit Hämolymphe gefüllte und bräunliche Blasen zwischen der Duplikatur des Flügels eingeschlossen. Der Anomalietyp, der genetisch mit dem Merkmal cy im Zusammenhang steht, konnte bereits unter den Nachkommen der erstmalig aufgetretenen Merkmalsträger (bl × bl) unter 28 F_4-Nachkommen 100proz. manifest werden und wurde insgesamt in 5 Generationen reinerbig weitergezüchtet.

c) Gewellte Flügel (gw)

In unserem Stamm 800 (Herkunft Greifswald, Landhaus) erschienen in den ersten 4 Inzuchtgenerationen die aus unseren anderen Stämmen (Berlin-Buch) bekannten Typen: vtpA, r_2A und bl mit geringer Frequenz. In der F_4 trat erstmalig unter 104 Nachkommen einer Bruder-Schwester-Paarung das Merkmal gw in Erscheinung. Die einsetzende Selektion nach diesem Typ,

der in insgesamt 8 [illegible] ...arte, führte zu einer Linie mit ununterbrochener K[illegible] ...e, die Penetranz (F_6 bis F_{10}) unter 50% blieb. In einer [illegible], in der zwischendurch eine Paarung n × n eingeschaltet werden mußte (F_7), stieg der Merkmalsgrad auf 90,9% an (bei insgesamt 11 Nachkommen). Die geringen Nachkommenzahlen in den letzten Generationen (die reine Linie erlosch mit 16 unfruchtbaren Geschwistern) deuten auf eine Letalwirkung der merkmalbedingenden genetischen Konstitution hin.

d) Miniaturflügel (m)

Dieser aberrante Typ erschien in unserem Inzuchtstamm 688, der aus dem HCCH-resistenten Stamm „Eichler" abgeleitet wurde. Die Merkmalsträger besitzen meistens eine Tarsenreduktion (Hertweck 1962a). In extremen Fällen ist das Adermuster des auf ⅓ der normalen Fläche verkleinerten Flügels stark reduziert (Abb. 11). Homozygote sind nicht lebensfähig. Nach drei Generationen einer Linie mit Paarungen m × n betrug die Merkmalshäufigkeit maximal 35,1% (!).

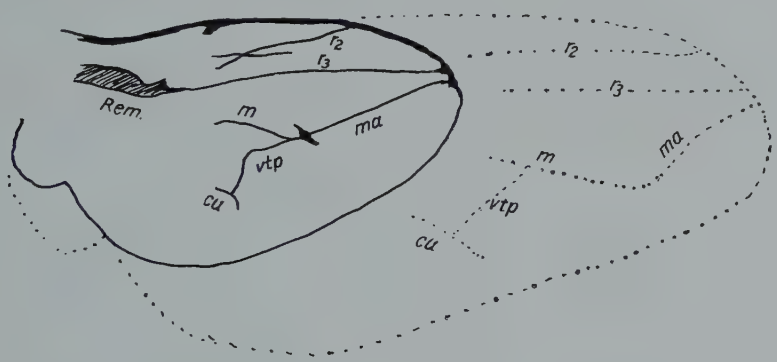


Abb. 11. Miniaturflügel mit angedeutetem normalen Flügel bei gleicher Lage des Remigium

Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen in Übereinstimmung mit denen anderer Autoren (Milani, Sullivan), daß in freilebenden Populationen von Musca domestica eine beträchtliche Anzahl von rezessiven Erbfaktoren für Anomaliebildungen heterozygot vorliegen. Sie können sich unter anderem (vgl. 1. Mitteilung) als aberrante Flügelformen und Anomalien des Adermusters in Form von Extrabildungen oder Aderschwund manifestieren. Die Variationstypen stimmen phänisch mit temperaturbedingten Modifikationen (Bodenstein, 1940) und mit gewissen Drosophilamutanten überein.

Für die Aderanomalietypen gibt es bevorzugte Flügelreale. Zusätzliche Verzweigungen werden am häufigsten im distalen Flügelfeld zwischen dem Radius 2 und dem Radius 3 (Abb. 1, r_2A), an der aufsteigenden Media

(maA) und an der hinteren Querader (vtpA) gebildet. In denselben Regionen treten die Aderausfälle ein, doch können sie sich auch auf die proximale und mittlere Media erstrecken. Die extreme Aderreduktion wird beim Miniaturflügel erreicht (Abb. 11), dessen Radius 3 als einzige Ader vollständig ausgebildet ist. Entwicklungsphysiologisch entstehen die Adermusterveränderungen durch Wachstumsstörungen der Flügelzellen während der Imaginalentwicklung. Sekundär kann es zu Pigmentierungen abgeschnürter Reste der Hämolymphräume des Puppenflügels kommen (Abb. 5 c).

In Laborkulturen mit begrenzter Individuenzahl sind gelegentlich vereinzelte Variationstypen mit einseitiger oder doppelseitiger Ausprägung zu finden, die man für Umweltmodifikationen halten könnte, sich jedoch als erste Anzeichen der erblichen Variationspotenzen erweisen. Im Laufe der selektiven Inzucht kann nämlich die Penetranz und teilweise auch die Expressivität dieser Anomalien gesteigert werden. Bei wenigen Typen findet ein rapider Anstieg statt, während der überwiegende Teil die absolute Penetranz erst nach mehreren Generationen erreicht. Die trotz vorübergehender Schwankungen steigerungsfähige Manifestationshäufigkeit weist auf eine polyfaktorielle Kontrolle des betreffenden Merkmals hin, denn nur unter der Annahme einer Vielzahl kontrollierender Faktoren ist es verständlich, daß eine begrenzte Anzahl nicht-modifizierter Nachkommen sich über mehrere Generationen durchsetzt, obgleich die jeweiligen Eltern hinsichtlich des Anomalietyps homozygot sind. Erst nach Erreichen der vollständigen Penetranz ist die Isogenie für a l l e beteiligten Faktoren erreicht, wie am Typus mit Radius-Media-Verschmelzung (rmV) gezeigt wurde. Das Merkmal verhält sich dann so, als ob es durch ein einziges rezessives Gen bestimmt würde. Offenbar wird bei den hier untersuchten Anomaliеformen der Typ durch ein mutiertes Gen potentiell bedingt, seine Manifestation jedoch von einer größeren Anzahl von Begleitgenen kontrolliert, an denen die Selektion angreift.

Da die in den Inzuchtlinien herausgezüchteten Merkmale einen defektiven Charakter haben und die auf den Charakter gerichtete Selektion eine zunehmende Sterilität der jeweiligen Inzuchtlinie zur Folge hat, wird vermutet, daß die postulierten Begleitgene bzw. deren Allele eine komplexe Funktion im Sinne der Dominigene ausüben. Die durch die Selektion bewirkte schrittweise Elimination dieser Gene könnte die „Sichtbarmachung" vorhandener mutierter Erbmerkmale, wie sie sich als Degenerationstypen in unseren Versuchen ergaben, erklären.

Z u s a m m e n f a s s u n g

In Inzuchtstämmen mit Bruder-Schwester-Paarungen wurden 24 aberrante Adermuster bzw. Flügelformen gefunden. Sie treten als Einzelmerkmale und als multiple Bildungen an modifikatorisch labilen Punkten des Flügels auf.

Von 24 Varianten verhielten sich 18 Typen bei gerichteter Selektion wie polyfaktoriell kontrollierte Merkmale.

Mit zunehmender Penetranz war stets eine Vitalitätsverminderung verbunden. Die Reinzucht der aberranten Formen führte nach wenigen Generationen zum Zusammenbruch der Linien.

Die Charaktere der in den Inzuchtstämmen erzielten Varianten, insbesondere ihre topologische Fixierung auf dem Flügel, stimmen mit den durch extreme Temperaturen bei *Musca* erzielten Modifikationsformen und mit gewissen Mutationstypen der *Drosophila* überein. Die genetisch bedingte Variationsfähigkeit kann folglich auf zwei Weisen zur Ausbildung aberranter Typen gebracht werden: entweder durch eine gewaltsame Ausschaltung normaler Entwicklungspotenzen von außen her oder durch schrittweise Elimination von Genen, die diese Potenzen kontrollieren und deren Fehlen eine erhebliche Vitalitäts- und Fertilitätsminderung bedeutet.

Schrifttum

Bodenstein, G.: Die Auslösung von Modifikationen und Mutationen bei Musca domestica. Roux' Arch. **140** (1940) 614—655.

Buchmann, W., und N. W. Timoféeff-Ressovsky: Über die Wirkung der Temperatur auf den Mutationsprozeß bei Drosophila melanogaster. V. Nichterbliche Modifikationen. Z. Abstammungslehre **74** (1938).

Hertweck, H.: Inzuchtdegeneration bei Musca domestica, I. Mitt.: Erbliche Beinanomalien (unveröffentlicht).

Lichtwardt, E. T., W. N. Bruce und G. C. Decker: Notes on the inbreeding of the house flies. J. Econ. Entom. **48** (1960) 301—303.

Marg, E.: Die Wirkung von Röntgenstrahlen auf die postembryonale Entwicklung von Musca domestica, insbesondere auf die Auslösung von Flügelanomalien. Diplomarbeit, Greifswald 1951.

Milani, R.: The Genetics of the house-fly. Atti 9. Congr. intern. Genet., Bellagio, Caryologia Firenze **6** Suppl. (1954) 791—796.

— Considerazioni genetiche su alcuni aspetti della biologia della mosca domestica e osservazioni sulla fecondita e sulla fertilita. Riv. Parassitol. **16** (1955) 257—270.

— Recenti sviluppi delle ricerche genetiche sulla mosca domestica. Boll. Zool. **23** (1956) 749—764.

Sullivan, R. L.: Mutations in the housefly (Musca domestica). Genetics **42** (1957) 400.

— und T. Hiroyoshi: A preliminary report on mutations in the house fly. J. Econ. Entomology **53** (1960) 213—215.

Timoféeff-Ressovsky, N. W.: Über den Einfluß des genotypischen Milieus und der Außenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen, Biol. Neue Folge **1** (1934) 53—106.

West, L. S.: The house fly. Comstock Publ. Co., Ithaca, N. Y. (1951) 594 pp.

Wright, S.: Physiological genetics, ecology of populations and natural selection. Perspect. Biol. Med. **3** (1959) 107—151.

Aus dem Institut für Spezielle Zoologie und Zool[illegible] Museum der Humboldt-Universität zu Berlin
(komm. Direktor: Dr. R. Gottschalk)

Ergänzende Bemerkungen zur Grusinischen Zauneidechse (*Lacerta agilis grusinica*)

Von
Günther Peters[1]

Mit 1 Abbildung

(Eingegangen am 19. Februar 1962)

Durch die Liebenswürdigkeit von Frl. Dr. Alice G. C. Grandison war es mir möglich, 2 rätselhafte „Smaragdeidechsen" zu untersuchen, die im Londoner „British Museum" unter der Katalognummer 1908.5.23.13 und 14 aufbewahrt werden. Wie unlängst bereits an anderer Stelle vermerkt (Peters 1962, 137), sind diese beiden aus Khotz bei Trapezunt (Türkei) stammenden Exemplare von Boulenger (1920, 33, 76, 77) und L. Müller (1935, 228) für typische *L. viridis* gehalten worden, während Wettstein (1953, 765, Fußnote) meinte, daß sie „auch einer anderen Form angehören" könnten.

Meine Untersuchung ergab, daß beide Eidechsen einwandfrei zu der kürzlich in dieser Zeitschrift neu beschriebenen und benannten *L. agilis grusinica* gehören (Peters 1960, 279—289). Infolge des besonderen Interesses, das diese Tiere durch die soeben genannten Zitate, hinsichtlich einiger Sondermerkmale sowie auch durch die Lage ihres Fundortes bezüglich des bisher bekannten Verbreitungsgebietes von *grusinica* verdienen, erscheint es mir angebracht, den Befund hier kurz zu besprechen.

Das größere, weibliche Exemplar (Abb. 1, oben) hat eine KRL von 10,5 und eine Schwanzlänge von 17,0 cm. Das Hinterbein ist 4,70 cm lang, der Hinterfuß 2,40 cm, das Vorderbein 3,10 cm. Seine Pileuslänge beträgt 2,13 cm. Die kleinere Echse (Abb. 1, unten), ein adultes Männchen mit reduziertem Schwanz, hat eine KRL von 8,25 cm. Das Hinterbein ist 4,45 cm lang, der Hinterfuß 2,33 cm, das Vorderbein 2,80 cm und der Pileus 2,10 cm.

Die relative Schwanzlänge des Weibchens beläuft sich auf 1,62, seine relative Pileuslänge beträgt 20,3% der KRL, die des Männchens 25,5%, die relative Hinterbeinlänge 44,7% (♀) und 54,0% (♂).

Über das Schuppenkleid sind folgende Notizen erwähnenswert. Rückenschuppen: 48-**50**-52 (♀), 49 (♂), Bauchschilder: 27 (♀) und 26 (♂) Querreihen in 6 Längsreihen, Marginalschuppen beim Weibchen deutlich, beim Männchen klein, Poren: 17-17 (beide). Die Submaxillaria stehen in 5 Paaren. Beide haben je 2 übereinanderstehende Postnasalia, das Weibchen nur links ein hohes Frenale, das Männchen jederseits ein solches (Formel für die Post-

[1] Dr. Günther Peters, Berlin N 4, Invalidenstr. 43, Institut für Spezielle Zoologie.

Abb. 1. Weibchen (oben) und Männchen (unten, in Bauchansicht) von *Lacerta agilis grusinica* aus der Umgebung von Khotz bei Trapezunt. Eigentum des „British Museum (Nat. Hist.)"

nasalia + Frenalia also 2/0 : 2/1 beim ♀ und 2/1 : 2/1 beim ♂). Zwischen Supraciliaria und Supraocularia stehen unvollständige Granulareihen, beim Weibchen durch 5 (r) und 4 (l), beim Männchen durch 6 und 7 Schildchen repräsentiert. Die Schläfenschuppen sind groß (14-14 beim ♀, 8-12 beim ♂), die Masseterica deutlich hervorgehoben, ebenso das Tympanicum, welches beim Weibchen fast, beim Männchen unmittelbar an das 2. Supratemporale anstößt. Präocularia beim Weibchen 2-1, beim Männchen 2-2. Das Analschild ist rundoval (♀) bzw. flach fünfeckig (♂) und 1,66- (♀) bzw. 1,82mal (♂) so breit wie hoch. Es ist von nur einem Halbkreis von Präanalschuppen umgeben. Um den 5.—6. Schwanzwirtel stehen 36—37 Schuppen, unter der 4. Zehe 25 (♀) und 24 (♂) Lamellen.

Zeichnung und Färbung sind typisch *grusinica*-artig (Abb. 1). Der Rükken ist grün und zeichnungslos, nur beim Weibchen finden sich auf ihm verstreute dunkle, schuppengroße Flecken. Die Flanken sind ebenfalls grün, doch haben sie einen deutlichen braunen Anflug und sind locker und schuppengroß (♀) bzw. fein und eng gesprenkelt (♂). Der Pileus ist blaß getüpfelt. Die Unterseite ist bei beiden blaßgrün. Kinn, Kehle, die Außenreihe der

Bauchschilder und beim Männchen auch Hals und Brust sind grob dunkelgrün gesprenkelt. Der Schwanz des Weibchens hat eine dorsale und eine paarige dorsolaterale Fleckenreihe, der Schwanzstummel des Männchens ist fein gesprenkelt. Grob gesprenkelt sind bei beiden Kopfseiten und Kiefer. Anzeichen für eine blaue Kehl- oder Halsfärbung gibt es nicht.

Wenn auch das Weibchen durch seine Größe und das Männchen durch seine Langbeinigkeit auffallen, so dürften doch Maße und Proportionen bei beiden durchaus im Bereich der Variationsbreite von *grusinica* liegen (Peters 1960, 282—284). Das gilt auch für den relativ langen Kopf des Männchens, denn dieses Merkmal ist typisch für die Grusinische Zauneidechse. Immerhin bleibt bemerkenswert, daß Maße und Proportionen beider Echsen fast sämtlich hart an der oberen Grenze der für diese Subspecies ermittelten Wertbereiche liegen.

Typisch für *L. a. grusinica* ist auch die Anzahl der Poren, Rückenschuppen und Bauchschilder sowie die postnasale und Schläfenbeschilderung der vorliegenden Exemplare. Nicht typisch dagegen ist die Existenz von nur einem Halbkreis von Präanalschuppen, von Granulareihen am Discus palpebralis sowie der Kontakt zwischen Tympanicum und Supratemporale II. Zeichnung und Färbung sind, wie erwähnt, echt *grusinica*-artig; besonders charakteristisch ist die Tüpfelung der Unterseite.

Die Anzahl der Poren, der Submaxillar- und Temporalschilder sowie die Art der Zeichnung lassen von vornherein nicht zu, die beiden besprochenen Eidechsen zu den in nächster Nähe ihres Fundortes vorkommenden *L. trilineata media* und *L. strigata* in Beziehung zu setzen. Ihre Körperproportionen, durch die sie eindeutig als Grusinische Zauneidechsen erkennbar sind, bewahren auch vor einer Verwechslung mit der montanen, in den Bergen weiter südlich und östlich von Trapezunt sicher verbreiteten *L. agilis brevicaudata*, bei der in Ausnahmefällen auch die *grusinica*-Färbung auftritt. Nicht von der Hand zu weisen sind jedoch bestimmte Parallelen zu der im westlichen Teil des Pontischen Gebirges beheimateten *L. viridis meridionalis*, und ich muß gestehen, gerade durch die vorliegenden beiden Exemplare auf diese Beziehungen aufmerksam geworden zu sein, obwohl sie natürlich auch an der Mehrzahl aller anderen *grusinica* sichtbar sind.

Die extremen Körperproportionen (langer Schwanz, lange Beine) wollen in diesem Zusammenhang nichts besagen. Sie sind infolge der südlichen Lage des Fundortes (im Vergleich zum übrigen Verbreitungsgebiet der Subspecies und Species überhaupt) sogar zu erwarten. Außerdem mißt der Schwanz bei *L. v. meridionalis* stets beträchtlich mehr als die doppelte KRL, die Hinterbeinlänge beträgt weit über 50% der KRL (nach Cyrén 1933, 33, 53% bei den Männchen und 52% bei den Weibchen), und der Fuß ist beträchtlich länger als der Kopf.

Eine ähnliche Analogie mag hinsichtlich der Färbung bestehen: bei gar nicht oder nur mäßig gesprenkeltem einfarbigen Rücken sind die Flanken bei b e i d e n Formen, zumindest in ihrer hinteren Hälfte, hell- bis rostbraun überflogen und mehr oder minder eng und fein gesprenkelt. Demgegenüber

jedoch sind die Jungtiere völlig verschieden gezeichnet (*meridionalis* hat niemals eine Occipitallinie), und ferner kommt eine blaue Kehlfärbung bei *grusinica* nicht vor, ebensowenig wie eine getüpfelte Unterseite bei *meridionalis*. Trotzdem erscheint es mir nicht ausgeschlossen, daß bei Jungtieren von *L. a. grusinica* aus der Umgebung von Trapezunt hinsichtlich ihrer Zeichnung mit Überraschungen zu rechnen ist.

Ausgesprochen *meridionalis*-artig ist die Schläfenbeschilderung der vorliegenden *grusinica*-Exemplare. *L. agilis* hat zwar ganz allgemein verhältnismäßig große und entsprechend wenig Schläfenschilder, doch stellen die Tiere aus Khotz in dieser Beziehung ein Extrem dar. Hinzu kommt der Kontakt zwischen Tympanicum und Supratemporale II, ein Merkmal, das bei balkanischen *L. viridis* sehr häufig, bei *L. v. meridionalis* ganz allgemein zu finden ist, nicht aber bei den Zauneidechsen. Hinzu kommt schließlich noch die Anwesenheit von Granula am Discus palpebralis, die am bisher untersuchten *grusinica*-Material nur in 5—10% der Fälle auftraten, wobei niemals mehr als ein oder zwei vorhanden waren. Die beiden Zauneidechsen aus Khotz aber haben sogar jederseits 4—7 Granula.

Leider besteht wenig Aussicht, aus den schwer zugänglichen, wenig bereisten Distrikten der nordöstlichen Türkei in absehbarer Zeit weiteres Eidechsenmaterial zu bekommen. Bei der generellen und überaus starken regionalen und individuellen Variabilität der Zauneidechsen kann aber nur ein größeres Material darüber Auskunft geben, wie die hier erwähnten Parallelismen zwischen *L. a. grusinica* und *L. v. meridionalis* zu deuten sind.

Als wichtiger Schluß aus der vorstehenden Mitteilung ergibt sich immerhin folgende Feststellung: Neben Merkmalen (in erster Linie das Zeichnungsmuster), durch die *L. agilis* mit *L. trilineata* und *L. strigata* in Beziehung steht, gibt es auch Merkmale, die eine Verbindung zwischen Zauneidechse und Blaukehliger Smaragdeidechse herstellen. Diese Verbindung besteht zwischen *L. a. grusinica* und *L. v. meridionalis* an der Südküste des Schwarzen Meeres.

Schrifttum

Boulenger, G. A.: Monograph of the Lacertidae. 1, London 1920 (Brit. Mus. nat. Hist.).

Cyrén, O.: Lacertiden der südöstlichen Balkanhalbinsel. Mitt. Kgl. Naturwiss. Inst. Sofia, **6** (1933) 219—240.

Müller, L.: Über die Smaragdeidechse der Kykladen-Insel Milos. Zool. Anz. **109**, 9/10 (1935) 225—236.

Peters, G.: Die Grusinische Zauneidechse *Lacerta agilis grusinica nomen novum*. Zool. Anz. **165**, 7/8 (1960) 279—289.

— Studien zur Taxionomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. I. *Lacerta trilineata, viridis* und *strigata* als selbständige Arten. Mitt. Zool. Mus. Berlin, **38**, 1 (1962) 127—152.

Wettstein, O.: Herpetologia aegaea. Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. I, **162**, 9/10 (1953) 651—833.

The [illegible] ermination of the Great Lakes [illegible] *coformis clupeaformis* (Mitchill)

By

MICHAEL M. OVCHYNNYK[1]

With 12 figures and 7 tables

(Received 10th February 1962)

INTRODUCTION

Many investigators have studied age and growth rates of whitefish, using scales only. The present study of the value of scales as compared with bones for age determination has been based on 4 groups of whitefish from Lake Michigan (Big Bay De-Noc) collected during 1950—52.

METHODS AND MATERIALS

Five to ten scales were removed from each fish studied, in the region below the dorsal fin and two to three rows above the lateral line. These were stored in coin envelopes upon which was written the appropriate accompanying data. These scales were soaked, cleaned and mounted in the widely used glycerine-gelatine media for examination.

Methods of collecting, preparing and studying the bones is less well known, and is outlined below. Two methods of handling were used. First, the desired bones were removed from fresh fish, air dried and stored in coin envelopes or cheese cloth. Secondly, the separate bones, fish heads, or entire skeletons were wrapped and stored in a refrigerator until used.

Preparation of the bones for study consisted of gentle cooking in water between 70 °C—80 °C for periods of five to ten minutes. Where the bones are air dried it is advisable to macerate them in water before cooking to soak the tissue.

After cooking the bones are brushed with a small brush to remove loosened flesh and skin. This appears to be most successfully done in warm water.

Examination of the bones was carried out under low power binocular or dissecting microscopes using a magnification suitable for the size of the bone being examined. Examination appeared most successful where a combination of reflected and transmitted light was used. Polarized light was especially useful with transparent bones. The bone was placed between polaroid disks for examination. In some instances much better results are obtained by moistening the bone in water or xylol just before examination.

On September 16, 1950, 23 specimens were collected, on January 29, 1951, 17 specimen, on November 1, 1951, 16 specimens, and on May 7, 1952, 15 specimens — a total of 71. For about 70 per cent of the material both scales and the entire skeletons were

---

[1] Dr. Michael M. Ovchynnyk, Associate Curator of Ichthyology Michigan State University Museum, East Lansing, Michigan.

[2] Acknowledgments: I am indebted to Prof. Dr. Peter I. Tack, Head of the Department of Fisheries and Wildlife, Michigan State University, East Lansing, Michigan, who gave me the opportunity to accomplish this work and critically reviewed the manuscript.

Photographs were made by Philip G. Coleman, Photographic Assistant of the Agricultural Experimental Station, Michigan State University, East Lansing, Michigan.

examined; for the remaining [illegible] and sc [illegible] were studied. The plan was to co [illegible] ne and [illegible] also, but conditions were not fav[illegible]

Before examining [illegible] de [illegible] the scales and different kinds of bones of whitefish in order to trace and compare development and formation of zones of growth, we need to describe these objects as comprehensively as possible. The first really good description of the scale of whitefish (*Coregonus clupeaformis*) was given by VAN OOSTEN (1923). This writer's observation agrees entirely with the morphological part of this description.

A typical scale of a whitefish has in its center a small, clear area, the so-called focus (F). Circling outward from this center like waves are the circuli or ridges, which have varying distances between them. They are complete when it is possible to treat them entirely around the scale, and incomplete if this cannot be done. The surface of the scale may be divided into four approximately triangular fields. If the scale is observed while in position on the fish, that part which is toward the head is called the anterior field (A. F.), while the opposite part is called the posterior field (P. F.). Between these two fields are two triangular areas, called the dorsal and ventral fields. Borders between these four fields are accordingly called the antero-dorsal (A. D.), antero-ventral (A. V.), postero-dorsal (P. D.) and postero-ventral (P. V.) (fig. A.).

In this study careful attention was given to the regularity of appearance and disposition of the incomplete ridges on the scales, about which VAN OOSTEN (1923) wrote as follows: "It is contended that the completed and comparatively widely separated circuli are formed during periods of rapid growth, the incomplete lines during periods of decreased growth, and the short, weak, much broken lines, during periods when growth has nearly ceased. When the scale resumes its growth in the spring a complete circulus is again formed which in the process of uniting, as it were, the incomplete lines bends sharply at the antero-lateral ridge (antero-lateral border)." In the present study, as in most others on this subject, the term "ridges" is used interchangeably with "circuli".

From what VAN OOSTEN says and on the basis of our own observation it is posisble to picture the growth of the scale of whitefish. After the scale resumes its growth in the spring and summer, it forms complete ridges as long as there are favorable conditions for rapid growth of the body of the fish and the scale. When unfavorable conditions develop for the organism, either from without or within, both body and scale grow more slowly.

Five different groups of whitefish were taken at different times of the year. Then (1) the percentage of complete and incomplete ridges was determined for each specimen for the year in which it was captured, and (2) for the preceding year; (3) the percentage of incomplete ridges was determined for each age group; (4) average percentage of incomplete ridges was calculated for all collections in each age group (see table 1). Counts of the incomplete and complete ridges were made only in the dorsal and ventral

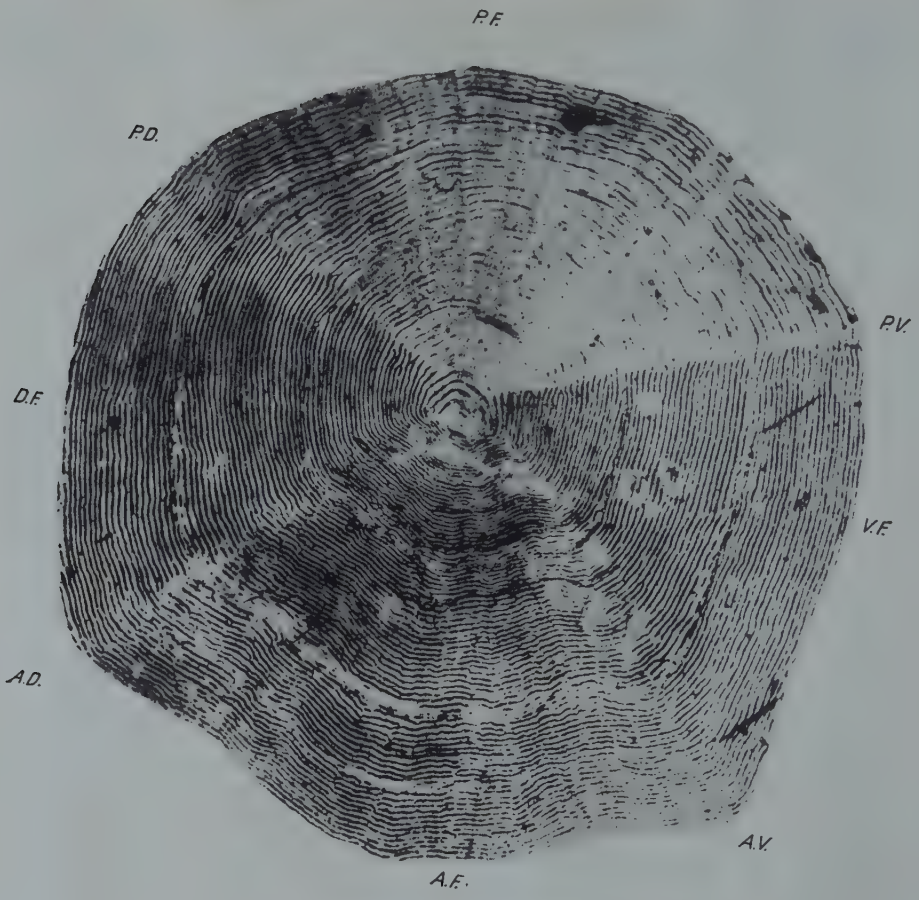


Fig. A. Scale of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3. Stage of development: there is zone C of the third year

fields of each scale (see fig. A.). If there was a difference in the number of ridges between the dorsal and the ventral fields, the mean number was used.

In fishes more than 5 years old there are, for the most part, no ridges in the posterior field. In these cases we calculated incomplete ridges along the antero-dorsal borders. Complete ridges for all fish, young or old, were calculated along the antero-dorsal borders only. Consideration of table 1 shows that (1) there are certain regularities in appearance and disposition of the incomplete ridges; (2) age group 1 has the lowest number, namely, 5, and the lowest percentage, 15, of incomplete ridges. This probably indicates that first year scale grows more rapidly in all directions to compensate for the absence of scales before the fish reached 35 to 40 millimeters in length (Van Oosten 1929); (3) an increase in the number of the incomplete ridges continues into September and even later. For example, fish taken August 22, 1950 had approximately 3 incomplete ridges, fish taken September 16, 1950,

5 incomplete ridges, fish taken November 1, 1951, had about 5 incomplete ridges, and fish taken May 7, 1952, — i. e., at the end of a complete year, had 6 ridges; (4) each year the percentage of incomplete ridges increases, from 15 per cent for age group I to 33 per cent for age group VII; (5) an especially sharp increase in the percentage of incomplete ridges was clearly seen for age group IV, where the percentage of incomplete ridges rose seven per cent over the previous year. Thus the greatest early retardation of growth of scale and evidently of the body occur in Lake Michigan whitefish in the age IV group. A possible cause of this phenomenon is the fact that sexual maturity is reached for the first time in this year of its life-for the majority of specimens at least.

About sexually mature whitefish of Lake Huron, Van Oosten (1939) says: "It may be observed that the majority (88—89 per cent) of the males of age groups III to V and all older males were sexually mature or maturing. Only 7 per cent of the males taken were immature." (p. 216) And further: "Since the gill nets selected only the larger individuals of age group III it is

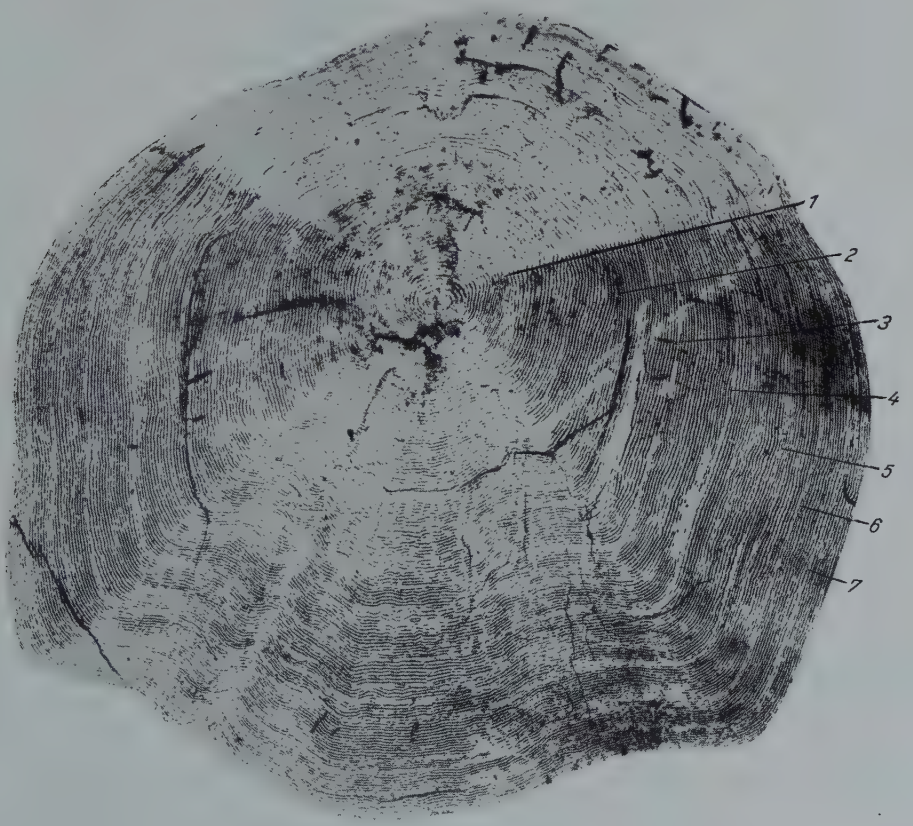


Fig. B. Scale of Great Lakes whitefish (*Coregonus c. clupeaformis*) No. 12, taken September 16, 1950, at Lake Michigan. Age = 7+. Stage of development: there is zone C of the eighth year

safe to assume th[illegible]h in this group is larger than that indicates. Sinc[illegible] ag[illegible] re[illegible]resentative and 92 per cent of these fish were found to be mature [illegible] reach sexual maturity."

Table 1

Shows number and percentage incomplete ridges on whitefish scale from Lake Michigan. Computation done for each age group and for each time, when fish was taken off

Date of captures \ Age		1 +		2 +		3 +		4 +		7 +	
		Number incomplete ridges	% incomplete (to all)	Number incomplete ridges	% incomplete (to all)	Number incomplete ridges	% incomplete (to all)	Number incomplete ridges	% incomplete (to all)	Number incomplete ridges	% incomplete (to all
1 Jan. 24 1951	Last complete year	5 (9)[1]	14.7								
	Current year or +	6 (9)	22								
2 May 7 1952	Last complete year			6 (10)	23	6 (4)	23				
	Current year or +			6 (10)	24	6 (4)	28.5				
3 Aug. 22 1950	Last complete year					7 (6)	23	7 (7)	31.8	3 (8)	33
	Current year or +					3 (2.5) (6)	25	3 (7)	30	2 (8)	40
4 Sept. 16 1950	Last complete year					9 (10)	22	7 (5)	29		
	Current year or +					5 (10)	27	5 (5)	33		
5 Nov. 1 1951	Last complete year			6 (15)	21						
	Current year or +			5 (4.6) (15)	23						
Average % incomplete ridges for each group of completes year			15		22		23		30		33

[1] The number of specimens employed is shown in parentheses.

About female white[illegible]t they "develop sexually later in life than [illegible] group fish were immature, and 66 per cent of th[illegible] IV gr[illegible] 23 per cent V grou[illegible] were sexually immature".

The material for our study included a majority of males, though this was accidental and no attempt was made to examine males and females separately because of the small amount of material studied.

Fig. C. Operculum of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3+. Stage of development: there is zone A of the fourth year

In this study, for convenience in comparing the development of scales and bones, and for better understanding of the nature of their growth, each year band was divided into four parts or zones: zone A (spring zone or zone of beginning of growth), zone B (summer zone or zone of normal growth), zone C (autumn zone or zone of retarded growth), and zone D (winter zone or zone of cessation of growth). As mentioned earlier, VAN OOSTEN (1923), wirting about the structure of the scale of lake whitefish first indicated for this species the elements which we used for distinguishing the four zones. Thus, zone A starts to form with resumption of the growth of the scale. This zone consists of complete ridges only that encircle all incomplete ridges

of the preceding years. The ridges are comparatively widely separated and one can trace each of them, in the first 3 or 4 years of the life of each specimen, around the whole surface of the scale (i. e., through all fields). Zone B is often difficult to distinguish from zone A, but in zone B one can see fewer ridges in the posterior field as compared with the lateral and anterior fields. We can see on the posterior-lateral borders how two ridges of the lateral field coalesce into one. Because these two zones are not clearly distinguished one from the other, it is sometimes convenient to mark them together as zone A + B. Zone C, on the other hand, is fairly well distinguished, particularly in the lateral fields, because here it consists entirely of incomplete ridges. From these lateral fields one can easily trace the zone around the whole scale. The formation of this zone begins with the retardation of growth of the body. Temporary retardation causes incomplete ridges at any time, but in the autumn the retardation is constant and little by little develops into complete cessation, shown in zone D.

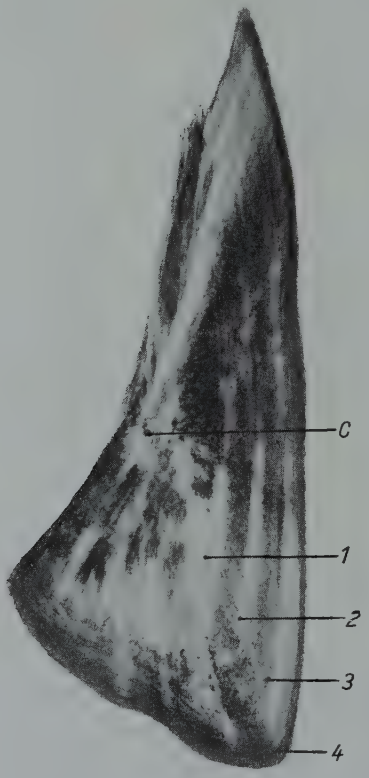


Fig. D.

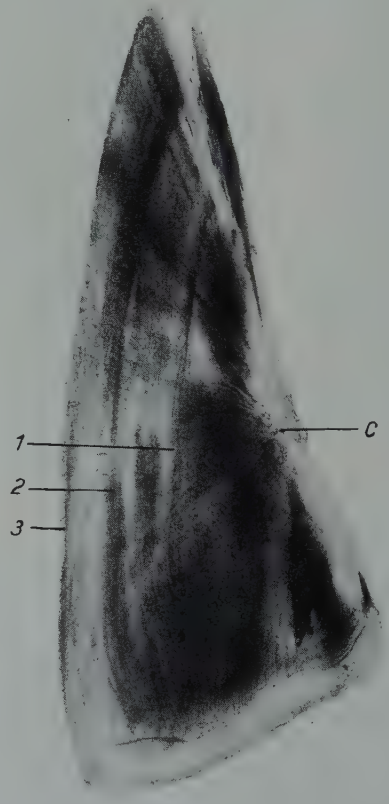


Fig. E.

Fig. D. Interoperculum of *Coregonus c. clupeaformis* No. 30, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 4. Stage of development: there is zone A of the fifth year

Fig. E. Interoperculum of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3+. Stage of development: there is zone A of the fourth year. C = the centre

Table 2

Comparison of the scales and the bones of whitefish, captured Jan. 24, 1951 in Lake Michigan and percentage of the development annulus (zone D) in each object

Collect. Number		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Appraisal objects in per cent to all amount of the specimens			Percentage of the objects with the zone D and without zone D	
Total length (millimeters)		302	281	302	283	307	302	307	281	280	319	314	312	320	314	305	311	322					
Standard length (millimeters)		253	232	251	230	249	252	246	231	229	259	254	252	245	242	249	255	256					
Age		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	III	IV	V	z. C.	z. D.
Scale	Appraisal of the distinction	IV	V	IV	V	V	V	V	V	V	V	V	IV	V	V	V	IV	IV		30	70		
	Stage development	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.				100	0
Operculum	Appraisal of the distinction	IV	III	IV	IV	III	IV	V	IV	V	IV	V	IV	IV	IV	IV	V	IV	2	65	23		
	Stage development	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. C.	z. C.	z. D.	z. D.				18	82
Inter-operculum	Appraisal of the distinction	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	IV	V	V	V	V	V	V		6	94		
	Stage development	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D. p.	z. D.	z. C.	z. C.	z. C.				18	82
Pre-operculum	Appraisal of the distinction	IV	V	IV	IV	IV	IV	V	V	V	IV	V	V	IV	IV	V	IV	IV		59	41		
	Stage development	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. C. p.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. C. p.	z. D.	z. D.	z. D.	z. C.				18	82
Sub-operculum	Appraisal of the distinction	II	IV	IV	IV	III	III	IV	IV	III		IV	IV	IV	III	III	IV	IV	37	63			
	Stage development	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. C.	z. C.	z. C.	z. D.	z. D.		z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. C.	z. D.	z. D.				26	74
Hyomandi-bular	Appraisal of the distinction	IV			V	V			IV	V	V	V	V	V	V	V	IV	IV		59	41		
	Stage development	z. D. p.			z. D. p.	z. D. p.			z. D. p.	z. D. p.	z. D. p.	z. D. p.	z. D.	z. C. p.	z. C. p.	z. D. p.	z. C. p.	z. C. p.				38	62
Radii branchio stegi	Appraisal of the distinction	IV	IV	IV	III	IV	IV		IV	IV	III	IV	V	IV		IV	IV		14	79	7		
	Stage development	z. C. p.	z. C.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.		z. D.	z. C.	z. D.	z. D.	z. D.	z. C.		z. C.	z. C.					40	60
Circum-orbitale	Appraisal of the distinction	V	IV	IV	III		IV	III	III	IV	III	IV	IV	IV	V	IV	III		33	53	14		
	Stage development	z. C. p.	z. C. p.	z. D. p.	z. C.		z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. D.	z. D. p.	z. D.	z. C. p.	z. D.	z. C.	z. C.					65	35

p. = polarized light.

Table 3

A comparison of the value of the scales and the bones of whitefish captured May 7, 1952 in Lake Michigan and percentage of the development of annulus (zone D) for each object

Collect. Number		20	41	38	39	40	42	35	34	32	33	27	7	23	30	31	Appraisal object in percent to all amount of the specimens			Percentage of the object with band of new year or +, zone D, C to all specimens		
Total length in millimeters		414	410	420	409	435	425	434	435	439	438		446	457	520	518						
Standard length in millimeters		345	346	357	334	365	354	363	360	368	369	361	372	385	425	429						
Age		3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4						
Scale	Appraisal	V	IV	V	V	IV	V	V	V	V	V	IV	IV	IV	V	V	II/III	IV	V	z. C.	z. D.	z. A.
	Stage of development	z. C.	z. D.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. D.	z. D.	z. D.	z. C.	z. C.	z. D.	z. D.		33	67	60	40	
Operculum	Appraisal	IV	III	III	V	IV	IV	IV	IV	IV	III	V	IV	IV	V	III	27	53	20			
	Stage of development	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.						100
Inter-operculum	Appraisal	IV	V	V	V	IV	V	V	V	V	V	V	IV	V	V	V		20	80			
	Stage of development	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.						100
Pre-operculum	Appraisal	V	IV	IV	V	IV	IV	IV	III	IV	V	V	IV	V	IV	IV	7	60	33			
	Stage of development	z. A.	z. A.	z. D.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. D.	z. A.					7	93
Sub-operculum	Appraisal	III	IV	III	IV	III	IV	IV	IV	III	III	III	III	III	II	II	13/60	27				
	Stage of development	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. D.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.						100
Circum-orbitale	Appraisal	IV	IV	III	—	—	III	IV	IV	IV	IV		IV	III		III	36	64				
	Stage of development	z. ? D.	z. p. A.	z. p. D.			z. p. A.	z. p. A.	z. ? D.	z. p. A.	z. p. A.		z. p. A.	z. p. A.		z. p. A.				18	9	73
Frontale	Appraisal	IV	III	V	V	III	II	IV	V	IV	V	V	IV	IV	III		7/20	40	33			
	Stage of development	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.						100
Hyoman-dibulare	Appraisal	IV	IV	V	IV	V	IV	IV	IV	IV	V	V	IV	IV	IV	III	7	67	26			
	Stage of development	z. p. A.	z. A.	z. p A.	z. p. A.	z. p. A.	z. p. A.	z. p. A.	z. p. A.	z. A.	z. p. A.	z. p. A.	z. p. A.	z. p. A.	z. A.	z. p. A.				•		100
Radii branchio-stegi	Appraisal	V	IV	IV	V	III	V	V	III	V	IV		IV	V	IV	V	14	36	50			
	Stage of development	z. A.	z. p. A.	z. A.	z. A.	z. ? A.	z. A.	z. A.	z. ? D.	z. A.	z. A.		z. p. A.	z. p. D.	z. A.	z. A.					21	79
Dentale	Appraisal		IV		III	III	IV		III		III			III	II	III	II/67	22				
	Stage of development		z. ? D.		z. ? A.	z. ? A.	z. A.		z. A.		z. A.			z. ? D.	z. ? D.	z. A.					44	56
Cleithrum	Appraisal	IV	IV	III	IV	IV	V	IV		IV	V	III	IV		IV	III	23	61	16			
	Stage of development	z. A.	4+	z. D.	z. A.	z. A.	z. A.	z. A.		z. A.	z. A.	z. A.	z. p. A.		z. A.	z. A.					8	92
Pelvic bone	Appraisal		IV	III	IV	IV	V	V	IV	V	IV					IV	10	60	30			
	Stage of development		z. ? A.	z. ? D.	z. ? D.	z. ? A.	z. ? D.	z. A.	z. ? D.	z. A.	z. A.					z. p. A.					40 ?	60
Entoptery-goide	Appraisal	III	IV	IV	IV	III		III		IV	IV	III	IV	III	IV	III	46	54				
	Stage of development	z. p. A.	z. p. A.	z. p. A.	z. A.	z. A.		z. p. A.		z. p. A.	z. ? D.	z. ? D.	z. p. A.	z. p. D. ?	z. p. A.	z. p. A.					23	77
Radiale distale	Appraisal		IV			III	IV	III	IV	III					IV	V	20/30	50				
	Stage of development		z. ? D.			z. p. D. ?	z. ? D.	z. p. D. ?	z. ? A.	z. ? A.					z. p. D. ?	z. ? D.					?	?
Vertrebal centra (s.=section)	Appraisal	V	V	IV	V	IV	V	V	IV	IV	IV	V	IV	IV	IV	V		54	46			
	Stage of development	s. p. z. A.	s. p. z. A.	s. p. z. A.	s. p. z. A.	z. A.	z. A. s.	z. A.	z. z. A.	z. z. A.	s. z. A.	s. z. A.	s. z. A.	z. A.	s. p. z. A	s. p. z. A.					7	93
Section of pect. f. ray	Appraisal	V	IV	V	V	V	IV	V	V	IV	IV	V	IV	IV	V	V		40	60			
	Stage of development	z. p. D.	z. D.	a. ? C.	z. ? D.	z. D.	z. C.	z. ? C.	z. D.	z. p. D.	z. p. D.	z. p. D.	z. ? C.	z. ? C.	z. ? C.	z. ? C.					? 67	33
Articulare	Appraisal		III	IV		III																
	Stage of development		z. A.	z. A.		z. A.																

Table 4

A comparison of the value of scales and bones of whitefish captured Sept. 16, 1950 in Lake Michigan and percentages of the development of the annulus (Zone D) for each object

Collect. Number		19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	7	14	15	18	13	11	8	9	10	12	16	17	6	Appraisal of object in percent to all number of the specimens			Percentage of the object with different zone — C, D, to all specimens		
Total length in millimeters		443	462	448	453	467	452	443	445	438	439	466	533	487	520	494	492	636	594	635	587	621	588	606						
Standard length in millimeters		367	388	366	369	390	377	367	370	360	370	385	437	301	430	418	406	542	497	532	486	512	490	514						
Age		3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	4+	4+	4+	4+	4+	7+	7+	7+	7+	7+	7+	7+						
Scale	Appraisal of the distinction	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	V	IV	V	IV	IV	V	V	IV	IV	III	III	III	IV	III	IV	III	III	IV	V		z. C.	z. b. D.
	Stage of the development	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C.	z. + C	z. + C.	22	61	17		100	
Operculum	Appraisal of the distinction	IV	III		IV	IV	IV	IV	III	IV	IV	III	IV	IV	V	III	V	IV	IV	IV	V	III	IV	IV	23	63	14			
	Stage of the development	beg. z. D.	z. — C.		beg. z. D.	z. — C.	beg. z. D.	beg. z. D.	z. — C.	b. z. — D.	z. — C.	b. z. — D.	z. p. — C.	b. z. — D.	b. z. — D.	b. z. + D.	b. z. + D.	z. + C.	z. + C.	b. z. r. + D.	b. z. p. + D.	z. + C.	z. + C.	z. + C.					45	55
Inter-Operculum	Appraisal of the distinction	V	V	IV	V		V	V	V	IV	V	IV	V	V	IV			V				V		V		25	75			
	Stage of the development	b. z. — D.	z. — C.	b. z. — D.	b. p. z.— D.		z. — C.	z. b. — D.	z. b. — D.	b. z. — D.	b. z. — D.	z. C.	b. z. — D.	b. z. — D.	b. z. — D.			z. — C.				z. p. — C.		z. — C.					38	62
Sub-Operculum	Appraisal of the distinction	IV	III	IV	III	IV	IV	IV	III	IV	III	IV	III		III	III	IV	IV	IV	IV	III	IV	IV		38	62			
	Stage of the development	b. z. — D.	z. — C.	b. z. p. — D.	z. — C.	z. — C.	z. — C.	z. p. — C.	z. + C.	b. z. — D.	b. z. — D.	b. z. — D.	z. — C.		b. z. — D.	b. z. — C.	b. z. — D.	z. — C.	z. — C.	b. z. — C.	b. z. — C.	z. — C.	z. — C.	z.					72	28
Pre-Operculum	Appraisal of the distinction							IV	V	IV												V	IV			60	40			
	Stage of the development							b. z. — D.	b. z. p. — D.	z. p. — C.												z.p. — C.	z. — C.					60	40

* beg. = b = beginning. p. = polarized light.

Table 5

A comparison of the value of the scale and of the different kinds of bones of whitefish captured Nov. 1, 1951 in Lake Michigan; also the percentages of the development of annulus (zone D) in each object

Collect. Number		60	59	58	55	56	57	21	1	19	20	14	12	17	10	11	16	Appraisal of object in per cent to all number of the specimens				Percentage of the object with different zones to all specimens		
Total length in millimeters		396	381	376	385	409	401	397	410	414	421	385	386	395	410	402	392							
Standard length in millimeters		324	325	310	324	348	332	329	340	345	349	315	320	325	330	330	328							
Age		2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +	2 +							
Scale	Appraisal distinction	V	V	V	V	IV	V	IV	V	V	V	V	V	IV	V	IV	V	II	III	IV	V	C. z.	D. b. z.	D. z.
	Stage of development	C. z.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	C.	D.			25	75	94		6
Operculum	Appraisal distinction	III	IV	III	V	IV	IV	III	II	IV	IV	IV	III	IV	IV	IV	IV		31	63	6			
	Stage of development	z. C.	b. z. D.	z. p. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. p. C.	z. p. D.	z. C.	z. C.	z. p. C.	z. C.	z. p. D. p.	z. D.	z. D.	z. D.					37	13	50
Inter-operculum	Appraisal distinction	V	V	IV	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	IV	V	V		13	87				
	Stage of development	z. C.	z. b. D.	z. D.	z. p. D.	z. C.	z. D.	z. C.	z. C.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.					25	6	69
Pre-Operculum	Appraisal distinction				V	V	IV	IV	IV	V		IV		IV	IV	IV	V			64	36			
	Stage of development				b. z. D.	z. C.	z. D.	z. D.	z. p. D.	z. C.		z. D.		z. D.	z. C.	z. D.	b. z. D.					28	18	54
Sub-Operculum	Appraisal distinction	II III	III	IV	IV	III	III	IV	II	III	III	III		IV	II	II	IV	14	53	33				
	Stage of development	z. C.	z. D.	z. p. D.	z. p. D.	z. D.	z. D.	z. p. C.	z. p. D.	z. p. D.	z. C.	z. p. C.		z. D.	z. C.	z. C.	b. p. z. D.					40	7	53
Radii branchiostegi	Appraisal distinction				V	V	III	IV	V	V	V	IV	V	III	IV		IV		17	33	50			
	Stage of development				z. b. D.	z. C.	z. C.	z. C.	z. C.	z. D.	z. C.	z. C.	z. D.	z. C.	z. D.		z. C					67	8	25
Praeoperculo-orbitale	Appraisal distinction	IV	IV	IV	IV	III	III	III	IV	IV		III	III	IV	V	V	V		33	47	20			
	Stage of development	z. p. C.	z. p. D.	z. p. D.	z. D.	z. p. D.	z. b. D. p.	z. p. C.	z. D.	z. p. C.		z. p. C.	z. p. C.	z. p. D.	z. p. C.	z. p. C.	z. p. D.					40	7	53
Frontale	Appraisal distinction	V	V	IV	V	V	V	V	IV	IV	IV	III	V	V	IV	IV	V		38	56				
	Stage of development	z. C.	b. z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. T. D.	z. D.	z. D.	z. C.	z. p. C.	z. C.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.					25	6	69
Hyomandibulare	Appraisal distinction	V p.	V	V	V	IV	V	IV	IV	IV	V	V	V	IV	IV		IV			47	53			
	Stage of development	z. p. C.	z. p. D.	z. p. D.	z. p. D.	z. p. D.	z. p. D.	z. p. D.	z. p. C.	z. p. D.	z. p. C.	z. p. D.	z. C.	z. p. C.	z. C.	z.	z. p. C.					47		53
Dentale	Appraisal distinction					IV	III				III		II	IV	II	II	III	37	38	25				
	Stage of development					z. b. D.	z. D.				z. D.		z. C.	z. D.	z. C.	z. C.	z. D.					37	13	50
Cleithrum	Appraisal distinction	V	III	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV		III	IV		IV		15	78	7			
	Stage of development	z. C.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D.	z. D. p.	z. C.	z. p. D.	z. b. C.	b. z. D.		b. z. D.	z. C.		b. z. D.					29	21	50
Pelvic	Appraisal distinction	IV						IV	V	IV	IV	IV	IV	IV	IV	V	V			73	27			
	Stage of development	z. C.	z.					z. C.	z. D.	z. C.	z. D.	z. p. D.	z. p. C.	z. T. D.	z. p. C.	z. C.	z. T. D.					54		46
Entopterygoide	Appraisal distinction		III	III	IV	V	III		IV	IV	IV		II	III	III	II	III	15	46	31	8			
	Stage of development		z. p. C.	z. p. D.	z. D.	z. p. C.	z. p. C.		z. p. C.	z. p. D.	z. p. C.		z. C.	z. p. D.	z. p. C.	z. C.	z. p. D.					61	8	31
Vertebral centra	Appraisal distinction	IV	IV	IV	V	V	IV	IV	IV	V	V	V	IV	V	IV		IV			60	40			
	Stage of development	z. C.	z. D.	z. D.	z. D.	z. b. D.	z. D.	z. b. D.	z. r. D.	z. D.	z. C.	z. b. D.	z. C.	z. b. D.	D.	z.	z. D.					20	27	53
Section p. f. ray	Appraisal distinction	IV	V	V	IV	V		V		IV	V	IV	IV	V	IV		V			47	53			
	Stage of development	z. C.	z. C.	z. b. D.	z. C.	z. C.		z. C.		z. C.	z. C.	z. b. D.	z. C.	z. C.	z. C.		z. C.					85	15	

b. = beginning, p. = polarized light.

About zone D, VAN OOSTEN, who referred to it as an annulus, wrote as follows: "This zone of faint, approximated and much broken circuli (ridges), when contrasted with the preceding and succeeding areas of strong, complete and widely spaced circuli stands out as a rather sharply defined band. This band may be traced around the whole scale and is perhaps better defined in the posterior field where it appears as a lighter zone with very little detail . . . As the cessation or retardation of growth is thought to occur in the winter, the much broken area is accordingly designated as a winter-band or annulus (A)."

We are in entire agreement with Dr. VAN OOSTEN about the structure of this zone, but the material used in this study shows that its formation takes place, not in the winter, but much later. This problem will be discussed later.

Seasonal zones of growth can sometimes be distinguished more easily on the scales of lake whitefish than on the bones, which, except for the annulus (zone D), tend to demand more attention and experience. Nevertheless, we have avoided in this study all complicated procedure such as staining. For help in reading the bones, two means were used almost entirely: manipulated lighting and polarized light.

The seasonal zones do not have the same distinguishing features in all bones, but one can nevertheless describe them generally. By reflected light (magnification 9×1) flat bones such as the operculum, interoperculum, frontale, etc. present the following picture: zone A is broad and colored greyish or white; zone B is also broad and has the same color as zone A or more white (sometimes, in other words, there is no observable difference between zones A and B); zone C is a more or less narrow white band; zone D is a very narrow, sharp, dark band. By transmitted light zone A appears white-transparent and broad; zone B, greyish with a greater number of gray dots (sometimes, as with reflected light, there is no difference in the appearance of zones A and B); zone C, a mostly dark, narrow band; zone D, very narrow, sharp, and dark.

The transparency of zone D depends, more than do the other zones, on lighting. By polarized light zone A appears broad, more or less transparent, gray or bluish; the first year it is yellowish and brightly blue or red streaks radiating from the center of growth. Zone B is not as clear as zone A and often has a great number of tiny, gray dots. Zone C is narrow, less transparent than A and B; sometimes there is a thickening along this zone. Zone D is very narrow, sharp, dark or transparent yellowish or bluish color.

Vertebral centra. Magnification 9×3. Reflected light. Zone A — broad, opaque; zone B broader than zone A, white, not transparent; zone C — narrow, white, sometimes difficult to distinguish from zone B; zone D — narrow, sharp, dark band.

Section of vertebral centra. Transmitted light. First year, zones A, B, C not clearly distinguishable one from another; together they form a transparent, broad band; zone D, very narrow, sharp, dark band; zones A, B, C,

covered with yellowish, oblong spots radiating from center. Second year, third year, etc. have more or less transparent, broad A and B zones, narrow, less transparent C zone, and very narrow, sharp, dark or transparent (depending on the lighting) D zone.

Polarized light gives the same picture as transmitted light with this difference: there are other colors and zone D is sharper and more easily distinguishable.

Sections of the pectoral fin rays. Zones A and B are broad, dark, and covered with a great number of small black dots; zone C, more transparent, almost without black dots, narrow band; zone D, very narrow, dark, sharp band. Polarized light changes the color and sharpens zone D.

The value of scales and bones for age determination was appraised as: very good (shown on table 2 by the number V), meaning that zone D or annulus is quite clear and easily distinguishable, with no additional rings; good (shown by the number IV), meaning that one can see on the scales or bones more or less clearly zone D or annulus (sometimes there are additional rings, but they are easily distinguishable from the true annulus); average

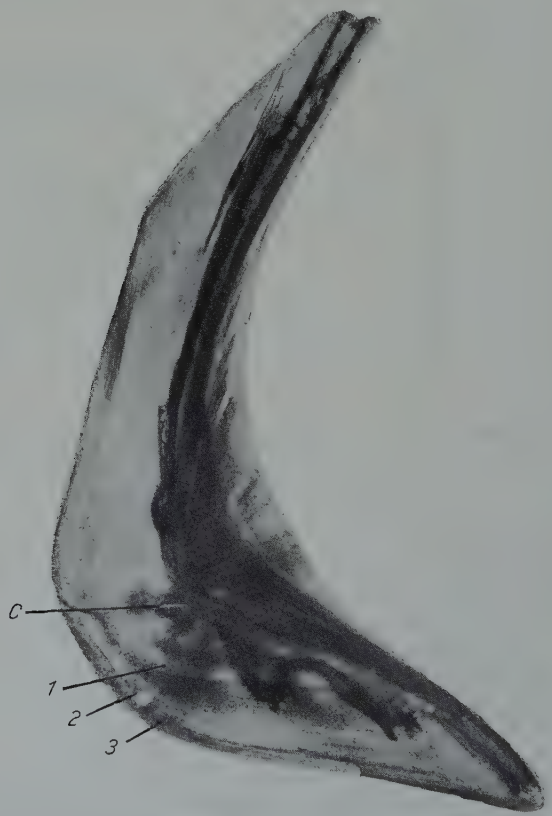


Fig. F. Preoperculum of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3+. Stage of development: there is zone A of the fourth year

(shown by the number III), signifying that one can determine age correctly, but additional rings are evident and some annuli (or zones D) are rather difficult to determine; bad (shown by the number II), meaning one can use the object for age determination only with much doubt and difficulty; very bad (shown by the number I), meaning that the object is completely unfit for age determination.

The value of the scales and each bone used for each specimen was estimated on the basis of the fore-going explanation, and the appraisals are summarized by classes. In doing the latter, percentages were used to show the comporative number of ratings in each category.

Table 2 shows that for a group of whitefish collected January 1, 1951 (a) there is complete concurrence between scale and all bones represented in regard to age of the fishes of this group; (b) the best object for age determination is interoperculum, since it has 6 per cent "good" appraisals and 94 per cent "very good"; (c) as an object for age determination, the scale comes after the interoperculum, having 30 per cent "good" and 70 per cent "very good" specimens in this group; (d) the value of other bones, e. g., hyomandibulare, 59 per cent "good", 41 per cent "very good" and so on: (e) that, it has been generally assumed, in January and February the growth of fishes in a wild condition completely ceases, although the scale does not show this. None of the scale in contrast to the bones, it will be noted, showed annulus formation (zone D) for the second year.

Table 3 shows that for a group of 3 and 4 year old lake whitefish captured May 7, 1952 (a) there is complete concurrence between scale and bones as concerns age determination; (b) in contrast with the group taken January 29, 1951 the bones examined almost invariably have the new year zone (zone A) (see figures C, D, E, F, G, H, I, J, K) while none of the scales have it and only 40 per cent have zone D; (c) the sections of pectoral, anal, and sometimes dorsal, fin rays of fish taken at this time show zone D only and not the new year zone (fig. L); zone D can best be observed by using polarized light and with magnification from 27 to 54, (9×3 and 9×6); (d) here again the best object for age determination is the interoperculum (80 per cent "very good"), then the scale (67 per cent "very good"), then vertebral centrum (54 per cent "good", 46 per cent "very good"), etc.

Table 4 shows that for a group of 3 to 7 year old lake whitefish captured September 16, 1950 (a) there is no difference between age determination by scale and by bones; (b) the most reliable object is again interoperculum, which showed 75 per cent "very good" and 25 per cent "good", then operculum with 63 per cent "good", 23 per cent "average", and 14 per cent "very good". Scales have almost the same value as operculum. Compared with the previously mentioned group of whitefish the scale of this group has more "average" and "good" specimens but fewer "very good", because this group contains 7 specimens of age 7+ whose scale showed, for the most part, only "average" value for age determination.

Finally, Table 5 shows that for a group of lake whitefish captured November 1, 1951 (a) scale and bones indicate the same age in each specimen examined; (b) the best object for age determination is interoperculum (87 per cent "very good" and 13 per cent "good"), scales are next (75 per cent "very good", 25 per cent "good"), etc.; (c) in specimens taken at this time the scale does not have zone D (the single specimen which has zone D appears to be an exception to the rule), as is true also of whitefish collected January 24, 1951 (Table 2), while, on the contrary, all of the bones examined have zone D for the most part, more than those of whitefish collected September 16, 1950 (Table 4).

Let us now examine each object separately.

(1) Scale. One can rate this object "very good" for age determination in young fish, i. e., in specimens not older than 5—6 years. After 6 years, in the posterior fields, one sometimes cannot distinguish annuli with certainty. The posterior field almost never has additional rings, in contrast to the anterior part, which often has them. What makes it worse is the fact in the posterior part the difference between seasonal zones, and later even between annuli, becomes progressively more difficult to determine. On the basis of observation of whitefish from a New York aquarium, Van Oosten (1923) drew the following conclusion: "Marginal growth was presumably arrested by August in 1920 and 1921 and certainly by September. The data . . . therefore proves that the annulus is a wintermark due to a retardation or cessation of scale growth and is completed upon the resumption of rapid scale growth in the spring of the year." In another place he says: "Marginal growth is resumed in April. All the fish killed after April, 1921, completed the new annulus and showed various amounts of new marginal growth on their scales."

Thus, from October to April marginal growth of the scale is arrested. In another work Van Oosten (1929) wrote: "The time of the formation of the annuli in the wild coregonids has not been determined; but inasmuch as the formation of an annulus is causally related to the retardation of growth, it is safe to assume that in nature, too, the annulus of these species forms during the winter period."

Material on the development of seasonal zones of the scale has been taken from the foregoing tables and arranged in Table 6, which shows that in September, November and January, at least, scale does not form the wintermark or zone D. Only the specimens taken on May 7 showed (in 40 per cent of the cases) this zone. On the other hand, 100 per cent of the specimens taken on August 22 had zone D. Thus, the wintermark on the scale of whitefish in Lake Michigan form, not in winter, but in late spring and, possibly, early summer. This does not mean that the whole organism of the fish does not grow in spring and early summer. Indeed, analysis of the growth of the different bones indicates otherwise.

(2) Operculum[3] (fig. C), as mentioned before; this is the bone used by many scientists for age determination and back calculation of the growth rate in fish.

Operculum may be regarded as a "good" object for age determination according to Tables 2. 3. 4 and 5. Whereas the scale is a better object than

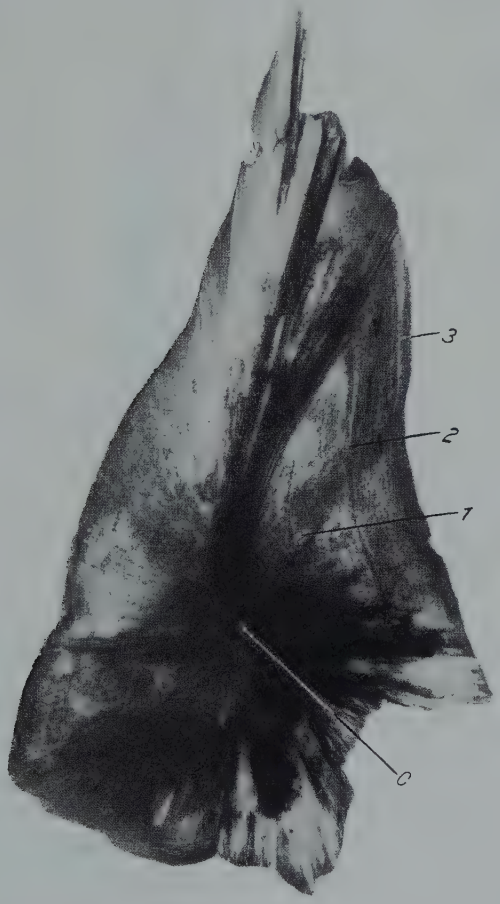


Fig. G. Frontale of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3+. Stage of development: there is zone A of the fourth year

the operculum for determination of age and growth rate in young whitefish, the operculum is a better object for fish older than 5—6 years.

(3) Interoperculum. (Figures D E) Investigators do not take notice of this bone except in the cases of HEINCKE (1908), who mentions it and gives some very good figures on it for Pleuronectidae (*Rhombus maximu; Pl. platessa*), and PASPALLEFF (1934), who used it for determination of

[3] The osteological terms follow the usage of LEO BERG (1947).

Table 6

Marginal growth of scale in whitefish taken from Lake Michigan showing the percentage of specimens which have zones A, C, D

Time taken off	Seasonal zones on the scale in per cent		
	Zone A + B	Zone C	Zone D
Sept. 16, 1950	—	100	—
Nov. 1, 1951	—	100	—
Jan. 24, 1951	—	100	—
May 7, 1952	—	60	40
Aug. 22, 1950	100	—	—

age and growth in *Bothus maeticus*. However the interoperculum of the whitefish is the most reliable object for age determination.

Flat, almost triangular, it has both an easily distinguishable center of growth and easily distinguishable annuli. More than this, it is easy to take from the fish and easy to treat afterwards.

(4) Preoperculum (fig. F), radii branchiostegi, and frontale (fig. G). These are "good" objects. The method of taking and the treatment of the frontale are the same as with operculum.

(5) Cleithrum. This is a "good" object, but to be used, some part of the bone must be cut off and then sectioned into two parts. It is necessary to be careful about the center of growth, because it is placed on the border of the two blades of the bone. A line of section must go through the center of growth and divide it into two parts. Each of the blades can be used for age determination and back calculation of growth.

(6) Hyomandibulare and the pelvic bone. These are also "good" objects. Hyomandibulare can be used only in its transparent part and employing polarized light. The pelvic bone can also, in the majority of cases, be used with polarized light, but sometimes one can see very good annulus by reflected and transmitted light.

(7) Vertebral centrum (fig. J and K) and fin rays (fig. L). Many ichtyologists have given particular attention to vertebral centrum and to sections of different fin rays. The vertebral centrum in whitefish is "good" for age determination when sectioned.

For the present study, several sections were made of different rays of pectoral, ventral, dorsal, and anal fins. For the most part, these sections all gave satisfactory results, but we prefer the two first rays of the pectoral fin.

As to the value of other bones, one can get an idea from Tables 3 and 5.

The problem of determining time of annulus formation is very important and rather difficult both in scale and bones. It demands careful, periodical observation at certain times of the year, and sometimes experimental study. Up to now, as mentioned earlier, some authors, writing of different species of fish, have given different answers to this question. For example, HEINCKE (1908) stated that on the flat bones in spring and eary summer,

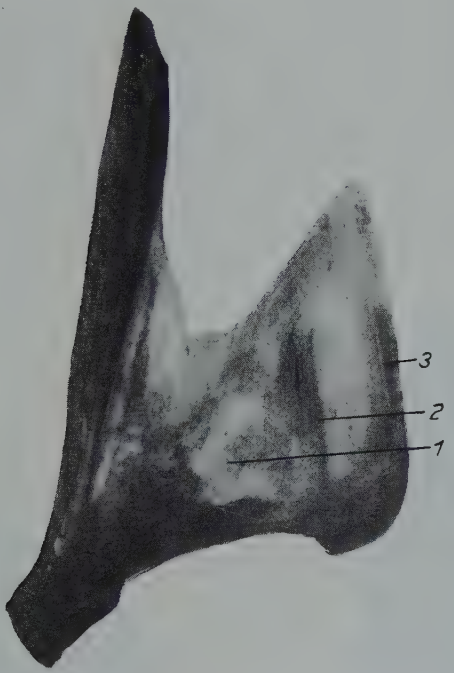


Fig. H. Dentale of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3+. Stage of development: there is zone A of the fourth year

were laid down broad white or opaque zones (our zones A and B); in late summer and autumn was laid down a transparent or dark zone (our zone C); and in winter was laid down a very narrow, sharp band (our zone D). However, TERESHCHENKO (1913) found in *Rutilus rutilus* a zone on the cleithrum formed in winter which became apparent in April and May, more clearly observable in young than in mature fish.

FREIDENFELT (1922), studying *Lucioperca lucioperca*, compared time of annuli formation on the scale and vertebrae and found that on the scales of young fish, annuli were formed much earlier than on the vertebrae. HOLTMAYER (1924), examining *Acipenser*, found that on the section of the marginal pectoral ray there are broad dark rings (our zones A and B), a narrow, light ring (our zone C), and a third, sharp, very narrow band (our zone D). The broad dark zone was formed in summer, the narrow light band in late

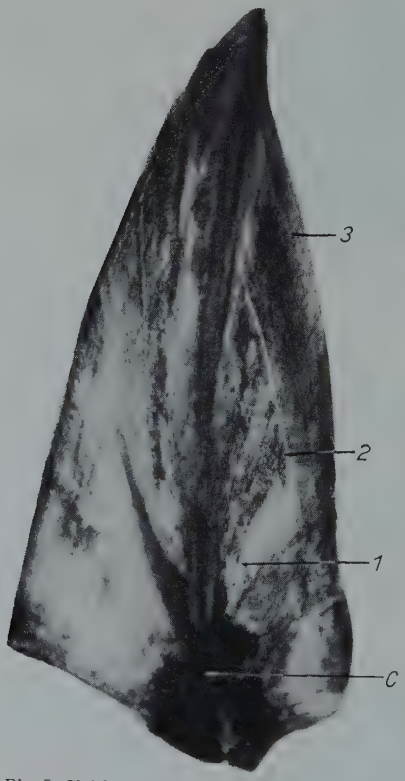
summer and autumn, and the very narrow band or "line of separation" in winter.

YASUDA (1940) examined rings on the scale, vertebral centrum, and otolith of the same specimens of *Scombrops chilodipteroides* and *Theragra chalcogramma*. He found that rings on the otoliths were formed three months before spawning and those on the vertebrae one and a half months before spawning.

Lastly, MENON (1947), has written concerning this question that, "the transparent rings on the supra-occipital of *Gadus minutus* were laid down during the latter part of summer and autumn, i. e., many months after spawning." MENON's "transparent rings" are the annulus (our zone D).

Thus, HEINCKE and HOLTMAYER indicate time of annulus formation on the bones as winter; TERESHCHENKO, winter-spring; MENON, autumn, etc.

An interesting opinion was advanced by HICKLING (1933) concerning formation of the rings on the otolith of the l. c. ake. He believes that annulus formation reflects the physiological rhythm based on the fish's reproductive



Fig, I,

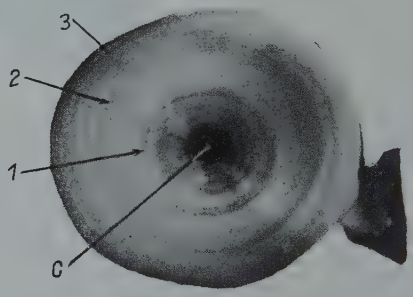


Fig. J.

Fig. I. Cleithrum of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3+. Stage of development: there is zone A of the fourth year. C = the centre

Fig. J. Vertebral centra of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3+. Stage of development: there is zone A of the fourth year

Table 7

Development of the annulus or zone D on the bones of whitefish taken from Lake Michigan

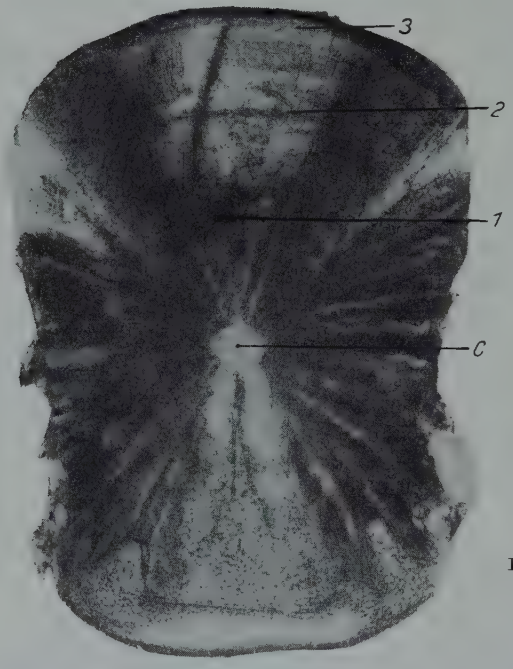
Time captured / Name of object	Sept. 16, 1950		Nov. 1, 1951		Jan. 24, 1951			May 7, 1952		
	z. C.	z. Begin. D.	z. C.	z. D.	z. A.	z. C.	z. D.	z. A.	z. C.	z. D.
Operculum	45	55	37	63	—	18	82	100		
Interoperculum	38	62	25	75		18	82	100		
Preoperculum	60	40	28	72		18	82	100		
Suboperculum	72	28	40	60		26	74	100		
Radii brachiostegi			67	33		40	60	79		21
Frontale			25	75		38	62	100		
Hyomandibulare			47	53				100		
Cleithrum			29	71				92		8
Pelvic bone			54	46				60		40
Vertebral centra			20	80				93		7
Section of Pectoral fin ray			85	15					67	33
Entopterygoid			61	39				77		23

cycle (i. e., spawning). HEINCKE and other authors, including the present writer, have observed that there is close harmony between the formation of annuli on the otolith and the bones. Thus, following HICKLING's theory, we can assume that annulus formation on the bones is dependent on spawning time too. The present study shows: first, that annulus formation on the different bones and scale of the whitefish depends on the age, though at certain times both scale and bones form additional or "spawning" rings also: second, that there is a difference in the time of annulus formation, or formation of zone D, on the scale and on different bones.

As discussed before (and see table 6), the time of annulus formation on the scale of the whitefish is late spring and, possibly, early summer. The formation of zone D (annulus) on the bones, as shown by tables 2, 3, 4, 5 and 7, occurs at different times than the formation of zone D on the scale. Table 7

gives data about the development of seasonal zones. It shows, for instance, that 55 per cent of the opercula of fish taken September 16 already have the beginning of zone D. In one and a half months (i. e., by November 1), 63 per cent of opercula have this zone. By January 29, 82 per cent have it; and by May 7, 100 per cent. Other bones show little variation in the development of seasonal zones from that shown by operculum except a pectoral fin ray (tables 3 and 7), where per cent of zones C and D is almost identical with specimens collected on May 7.

Thus, annulus formation in the bone takes place during winter, not in spring as in the scale. Hence, the naming of zone D as "winter mark" or



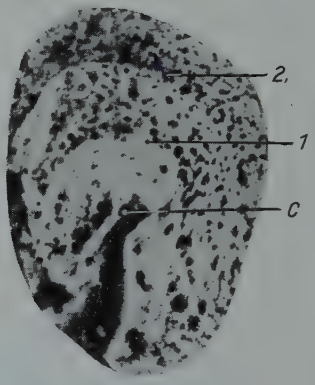


Fig. K. Fig. L.

Fig. K. The section of vertebral centrum of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3+. Stage of development: there is zone A of the fourth year. C — the centre
Fig. L. Section of pectoral fin ray of *Coregonus c. clupeaformis* No. 39, taken May 7, 1952, at Lake Michigan. Age = 3. Stage of development: there is zone D of the third year

"winter zone" is correct as concerns bones but not as concerns the scale of the whitefish.

The time of formation of zones C, D and A (see table 7) in the bones and in the scale shows, in our opinion, that the bones grow more in harmony with the whole organism than does the scale, based on current theory. Apparently, for example, the organism of the fish begins to grow in spring, a fact that is shown by the appearance of zone A on the bone but not on the scale.

This disharmony in the growth of scale and body can de better understood if one remembers how the size of the fish increases in its ventral por-

tion when gonads are mature and shrinks to normal again after spawning - the number of scales remaining the same all the time. JOHNSTON (1905) wrote as follows concerning one case with salmon: "A fish in the process of spawning falls off in weight and girth, and we may take as an example an 18 lb. spring salmon measuring 36 inches long and 18½ inches in girth. After spawning, its girth may be reduced to 14½ inches, or less, so that the skin and scales have only to protect, in the kelt condition, some three-quarters of the previous measurement."

Also, scales being the outer formation of the organism, they are in constant touch with external conditions and are affected by them, particularly in their posterior part, something which is not true of the bones.

Summary

1. Many investigators use only scales for the study of age and growth of Great Lakes whitefish.

2. The present study compares the value of scales and bones for age determination of four groups of Great Lakes whitefish collected in Lake Michigan (Big Bay De-Noc) during 1950—1952.

3. Scales were collected, cleaned and mounted in glycerine-gelatine mounting media while the bones were taken and stored either dry or in a refrigerator. Before examination the bones were cooked in hot (70 °—80 °C.) water. Examination was performed using a binocular microscope and a dissecting microscope by combination of reflected and transmitted lights. Polarized light also was used, applying two polaroid disks. Polarized light is very useful in the examination of the transparent bones.

4. Careful examination of scales and calculation of complete and incomplete ridges showed that the percentage of incomplete ridges show an especially sharp increase in age group III—IV. A possible cause of this phenomenon is the fact that sexual maturity is reached for the first time in these years of the fish's life, for the majority of specimens, at least.

5. Zones formed on the scale and the bones durind each year are not uniform but each of them can be divided into seasonal zones, namely: the spring zone (A), summer (B), autumn (C), and winter zone (D) respectively. Our winter zone (D) is the equivalent of the annulus of other authors. Such division of the year zones into the seasonal zones facilitates the tracing of the time of annulus formation, a problem which is very important in studying age and growth.

6. Data for an appraisal of suitability for age determination of each object, i. e., of scale and different bones, is arranged in the tables 2, 3, 4 and 5.

Conclusions which resulted from analysis of these data are:

a) There is no difference between age determination by scale and by bones.

b) The best object for age determination in all groups of whitefish is interoperculum.

c) The scale is a "very good" object in fishes not older than 5—6 years, but after 6 years in the posterior fields one sometimes cannot distinguish annuli with certainty; the posterior field almost never has additional rings, whereas the anterior part often has them.

d) The bones such as operculum, preoperculum, vertebra centrum, section of fin rays (especially pectoral) are "good" objects for age determination, but hyomandibulare and pelvic bone often give good results by using polarized light.

7. As the data show in tables 2 and 3, the time of annulus formulation, i. e., zone D, upon the scale and bones is different. The zone D (annulus) on the scale forms in spring and early summer, but on the bones, in winter.

8. It is advisable to use the bones for the age determination of the old fishes. Moreover, for the greatest correctness in the study of the age and growth, it is very helpful to verify the data obtained from scale with the data from some bones of the same specimens.

References

Berg, Leo S.: Classification of fishes both recent and fossil. Ann Arbor, Michigan (1947).

Flower, Stanley S.: Further notes on the duration of life in animals. 1. Fishes as determined by otolith and scale readings and direct observation on live individuals. Proc. Zool. Soc. London (1935) (2) 265—309.

Freidenfelt, A. J.: Undersonnigar över Gösent tillväxt särskilt i Hjalmaren. Medd. Kungl. Lantbrukstyrelsen Nr. 235 (Nr. 1, år 1922), pp. 1—75.

Johnston, H. W.: The scales of tay salmon as indicative of age, growth, and spawning habit. Twenty-third Annual Report of the Fishery Board for Scotland. Part 1. Glasgow (1905).

Heincke, F.: Bericht über die Untersuchungen der Biologischen Anstalt auf Helgoland zur Naturgeschichte der Nutzfische. Die Beteiligung Deutschlands an der Internat. Meeresforschung. Jahresb. 4—5 (1908) pp. 67—155.

Hickling, C. F.: The natural history of the hake. IV. Age determination and growth rate. Min. Agric. Fish., Fish Invest. Ser. 2, Vol. 13, No. 2 (1933) pp. 1—120.

Holtmayer, H.: Zur Altersbestimmung der Acipenseridae. Zool. Anz. **59—60** (1924) pp. 16—18.

Hubbs, Carl L., and Karl F. Lagler: Fishes of the Great Lakes Region. Cranbrook Institute of Science. Bulletin No. 26 (1947).

LeCren, R. D.: The determination of the age and growth of the perch (Perca fluviatilis), from the opercular bone. Jour. Amer. Ecol. **16** (2) (1947) 188—204.

Menon, M. D.: The use of bones, other than otoliths, in determining the age and growth-rate of fish. Journ. du Conseil **16** (3) (1950) 311—335.

Paspalleff, G. M.: Beiträge zur Morphologie und Biologie von *Bothus maeticus* Poll. Arb. aus der Biol. Meeresforsch. am Schwarzen Meer in Varna, Bulgarien. No. 3 (1934) pp. 17—54.

Tereshchenko, K. K.: Vobla (*Rutilus rutilus caspicus* Jack.). Its growth and prolificacy. Works of the Astrakhan Ichth. Lab. Vol. 3, Part 2 (1913) pp. 1—127.

— La Breme (*Abramis brama* L.) de la region du Volga et de mer Caspienne, son industrie et la biologie. Trav. Lab. Ichth. d'Astrakhan, Vol. 4, Fasc. 2 (1917) pp. 1—159.

Van Oosten, John: The whitefish *Coregonus clupeaformis*. A study of the scales of whitefish of known ages. Zoologica 2 (17) (1923) 380—412.

— Life history of the lake herring (*Leucichthys artedi* Le Sueur) of Lake Huron as revealed by its scales, with a critique of the scale method. Bull. U. S. Bur. Fish., 44 (1928) (1929) 265—428.

— The age, growth, sexual maturity, and sex ratio of the common whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) of Lake Huron. Papers of the Michigan Ac. of Sc. Ar. and Let. Vol. XXIV, Part II, 1938, Pub. (1939) pp. 195—221.

Yasuda, Hideaki: On the rings formed on scale, vertebral centrum and otolith of the same individual fish, *Scombrops chilodipteroides* and *Theragra chalcogranima* (Pallas). Bull. Japan, Sec. Sci. Fish., Vol. 8 (1940) pp. 298—300.

Eine neue Zercon-Art (*Zerconidae, Acarina, Mesostigmata*) aus Spanien

Von

Franz Mihelčič[1]

Mit 1 Abbildung und 1 Tabelle

(Eingegangen am 26. Februar 1962)

Im Material aus Spanien, gesammelt im Jahre 1956, im Gebirge bei Salamanca, habe ich eine neue Zercon-Art festgestellt. Sie gehört in die Nähe der von Athias-Henriot beschriebenen *Zercon guttulatus* (1961) und somit auch in die Nähe der *Zercon andrei* Sellnick (1958) und *Zercon similis* Mihelčič (1958). Ich benenne die neue Art *Zercon salmaticensis*. Auf die Charakteristika und Unterschiede gegenüber den oben angeführten Arten werden wir im Verlauf der Beschreibung der neuen Art kommen.

Zercon salmaticensis n. sp.

Das mir zur Beschreibung vorgelegene Exemplar hatte eine Länge von 490 μ und eine Breite von 380 μ. Andere Exemplare zum Vergleich herangezogen, ergibt sich eine mittlere Größe von 495×390 μ.

Pore 3 befindet sich auf der Verbindungslinie der Borsten Z 4 und J 5, aber ein wenig unterhalb der genannten Linie und um den Durchmesser der Pore von J 5 entfernt. Der Größe nach gleicht sie den Ansatzstellen der langen Borsten, wie z. B. J 3 und J 5. Sie ist mit einem kräftig sklerotisierten Ring umgeben. Die Pore 3 ist an sich nicht sehr groß; der sklerotisierte Ring bedingt die oben erwähnte Größe. Sie befindet sich etwa in der Mitte

[1] Dr. Franz Mihelčič, St. Johann i. Walde, Post Lienz, Österreich.

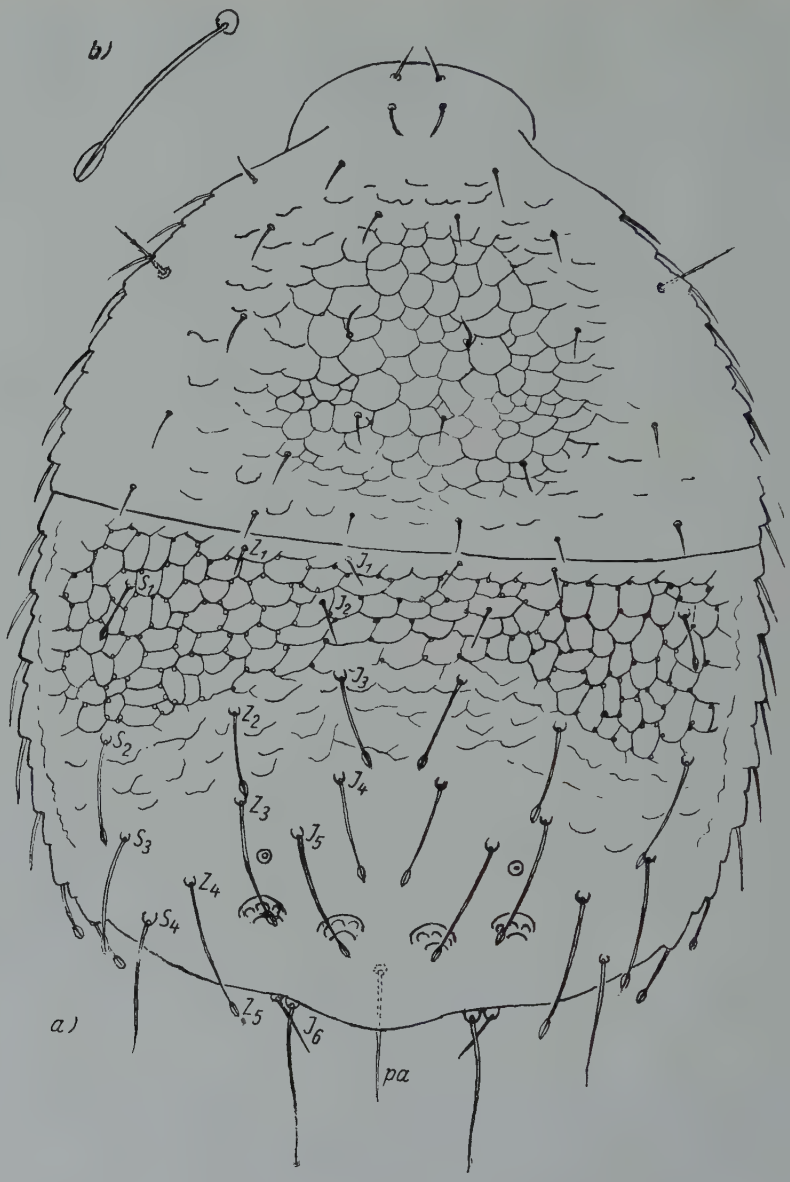


Abb. 1. *Zercon salmaticensis* n. sp. a) Habitus von oben, b) Borste S 3

vor der Außengrube und von ihr um ihren fast doppelten Durchmesser entfernt.

Die Rückenborsten sind teils zugespitzt, wie z. B. J 1, J 2, Z 1 und Z 5, teils sind sie, wie auch die letzten Randborsten (R 6 und R 7), durch Häutchen verbreitert; im übrigen sind sie glatt (ohne Börstchen). Verbreiterte

Borsten sind S 1, S 2, S 3, Z 2, Z 3, Z 4, J 3, J 4, J 5. Die Borsten S 4 und J 6 verjüngen sich dem Ende zu und sind am Ende geschwungen.

Die Borsten Z 1, J 1 und J 2 sind kurz, trotzdem J 2 fast doppelt so lang ist wie J 1. Ebenso ist Z 5 zu den kurzen Borsten zu rechnen. Sie ist ein wenig länger als J 2.

Eine Übersicht über die Länge, Lage und Verteilung der Rückenborsten gibt uns die Tabelle 1.

Borste Z 1 steht näher an J 1 als an S 1; die Borsten J 2 sind weiter voneinander entfernt als die Borsten J 1; die Borsten J 3 und J 4 stehen wieder in der Längslinie mit J 1; die Borsten Z 1 und Z 2 stehen weit voneinander entfernt, so, daß die Borste Z 2 in die schräge Verbindungslinie zwischen S 2—J 3 zu stehen kommt. J 5 ist wieder nach außen gerückt und steht etwa zwischen beiden Längsreihen Z und J oder vor dem Zwischenraum der beiden Gruben einer Hälfte des Rückens. Z 4 steht etwa im Zwischenraum der beiden Längsreihen S und Z.

In der Tabelle bedeuten die Buchstaben S, Z und J die Längsborstenreihen; die Zahlen als Indizes der einzelnen Borsten: die über bzw. zwischen den Borsten den Abstand der Borsten vom Vorderrand des Notogaster (bei S_1, Z_1 und J_1) bzw. der Borsten voneinander; die Zahlen in Klammern bedeuten die Länge einzelner Borsten und die Zahlen nebenan die Entfernung einzelner Borsten in den Querreihen.

Wie aus der Abbildung zu ersehen ist, stehen manche Borsten nicht regelmäßig; die der äußeren Reihen sind weiter kaudalwärts gerückt als die der Mittel- bzw. Innenreihe. Auch ist die Borste Z_2 fast in die Querreihe S_3—J_3 gerückt (verlagert). Diesen Zustand drücken auch die Tabelle und die punktierten Linien zwischen einigen Borsten aus.

Was die Länge der Borsten anbetrifft, nehmen sie von vorn nach hinten an Länge zu. Die Borsten S 2, Z 3 und J 3 erreichen die Ansatzstellen der folgenden Borsten und reichen mit einem kurzen Stück (etwa $\frac{1}{5}$ ihrer Länge) über dieselbe hinaus; die Borsten S 3, Z 3 und J 3 reichen aber mit mehr als $\frac{1}{3}$ ihrer Länge über die Ansatzstelle der folgenden Borsten hinaus; die Borste S_4 steht fast am Hinterrande des Notogaster und reicht fast mit ihrer ganzen Länge über den Hinterrand desselben hinaus; die Borste Z_4 reicht mit ihrer halben Länge über den Hinterrand des Notogaster hinaus; die Borste J_5 erreicht ihn nicht; die Borste Z_5 steht dicht an der Borste J_6 und liegt schräg nach innen: die Postanalborste ist lang und reicht mit ihrer halben Länge über den Hinterrand des Notogaster hinaus.

Die Rückengruben sind fast zu $\frac{2}{3}$ ausgebildet. Besonders der Vorderrand ist kräftig sklerotisiert.

Der Körper ist breit, gedrungen und unregelmäßig skulpturiert. Die Skulptur ist am Notocephale unregelmäßig verteilt. Bei manchen Individuen ist sie schwach ausgebildet und erscheint nur verschwommen, oder ist der Körperteil fast glatt; bei anderen wieder sind vereinzelte Linien zu sehen; beim Exemplar, das mir als Typus diente, war sie nur in der Mitte ziemlich gut ausgebildet, nicht aber an den Seiten.

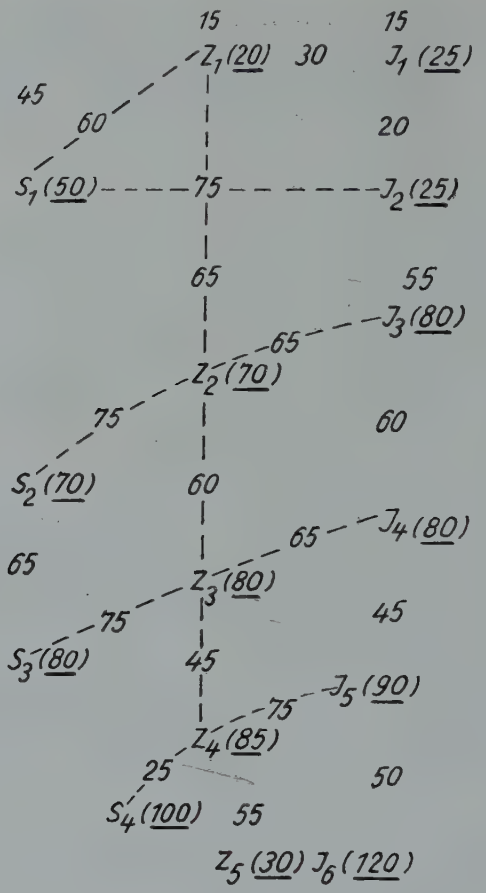


Tabelle I: Verteilung, Stellung und Länge der Rückenborsten

Notogaster hat im Vorderteil gut ausgebildete, netzartige Skulptur. Die Maschen sind aber meist in der Längsachse ausgezogen, im allgemeinen sehr unregelmäßig. Hinter der Mitte, d. h. in der zweiten Hälfte des Notogaster, geht die Skulptur in vereinzelte Linien bzw. lose Maschen, die dem Hinterrande zu (etwa in der Höhe der Borsten J 5) langsam fast vollständig verschwinden, über.

Die Randecken sind kräftig ausgebildet; die Randborsten mittellang, d. h., sie erreichen nicht ganz die Ansatzstelle der folgenden Borsten. Sie sind alle, mit Ausnahme der beiden letzten R 6 und R 7, glatt und zugespitzt; diese beiden sind aber am Ende verbreitert, wie einige von Rückenborsten.

Zur Systematik der neuen Art. Es kommen drei Zercon-Arten als Vergleichsarten in Betracht. Das sind: *Zercon guttulatus* Athias-Henriot, *Zercon andrei* Sellnick und *Zercon similis* Mihelčič.

Von *Zercon guttulatus* unterscheidet sich die neue Art durch die Form der Randborsten; diese sind in der Mehrzahl glatt, zugespitzt. Von den

Rückenborsten sind bei *Z. guttulatus* Z_1, Z_2, J_1, J_2 zugespitzt, bei meiner Art aber die Borsten Z_1, J_1, J_2 und S_4; bei beiden noch die Borste Z_5, diese letzte aber liegt bei der Vergleichsart weit von J_6 entfernt. Dazu ist die Länge der Rückenborsten bei der Vergleichsart anders. So ist die Borste S_2 bei *Z. guttulatus* gleichlang wie S_1; die Längen der übrigen Borsten sind nicht so unterschiedlich wie bei der neuen Art. Besonders eigenartig ist die Lage der Borste Z_2. Wegen dieser Borste verlagern sich alle übrigen Rückenborsten. Endlich steht die Pore 3 bei meiner Art anders als bei *Z. guttulatus*. Das wären nur die wichtigsten Unterschiede zwischen beiden Arten.

Mit *Zercon andrei* verglichen, ergibt sich folgendes Bild: Die Pore 3 liegt bei *Z. andrei* zwischen Z 4 und J 4; bei meiner Art zwischen Z 4 und J 5. Die Borsten S_1, S_2, Z_1, Z_2, J_1 bis J_5 sind kurz und zugespitzt. Dazu ist die Borste S_2 spärlich beborstet. Alle Borsten sind regelmäßig verteilt, und die Skulptur ist nur an den Ecken des Notogaster netzartig, sonst aus Gruben zusammengesetzt. Bei meiner Art ist in dieser Hinsicht anders.

Zercon similis hat die Pore 3 oberhalb der Verbindungslinie Z_4—J_5; bei der neuen Art kommt sie etwas unterhalb derselben zu stehen. Die Notogasterskulptur ist bei *Z. similis* aus kurzen Linien im Vorderteil des Notogaster, im übrigen aus kleinen Grübchen und Leistchen. Dazu sind nur S_3, S_4, Z_3, Z_4 und J_6 schwach verbreitert und zugleich vor der Verbreiterung mit kurzen Börstchen besetzt.

Somit ist nach meiner Ansicht die Selbständigkeit der Art gesichert.

Die neue Art wurde im Tangelranker am Gebirge bei Salamanca in einer Höhe von etwa 900 m festgestellt. Der Boden wird als sehr trocken bezeichnet.

Schrifttum

Athias Henriot, C.: Mesostigmates edaphiques mediterranées. Acarologia **3** (1961).
Mihelčič, F.: Prostigmata Südeuropas. Eos **34** (1958).
Sellnick, M.: Die Familie Zerconidae Berl. Acta Zool. Acad. Sci. Hung. **3** (1958).

Virologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Bratislava

Anurida vontoernei (Collembola) aus den Karpaten

Von

Josef Nosek[1]

Mit 13 Abbildungen

(Eingegangen am 6. April 1962)

Bei Untersuchungen über die Collembolenfauna der Niederen Tatra fand ich eine interessante *Anurida*-Art. Die Art, die auf den ersten Blick *Hypanurida flavescens* Kseneman (1936) sehr ähnlich sieht, erwies sich als neu.

[1] Josef Nosek, Virologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Bratislava.

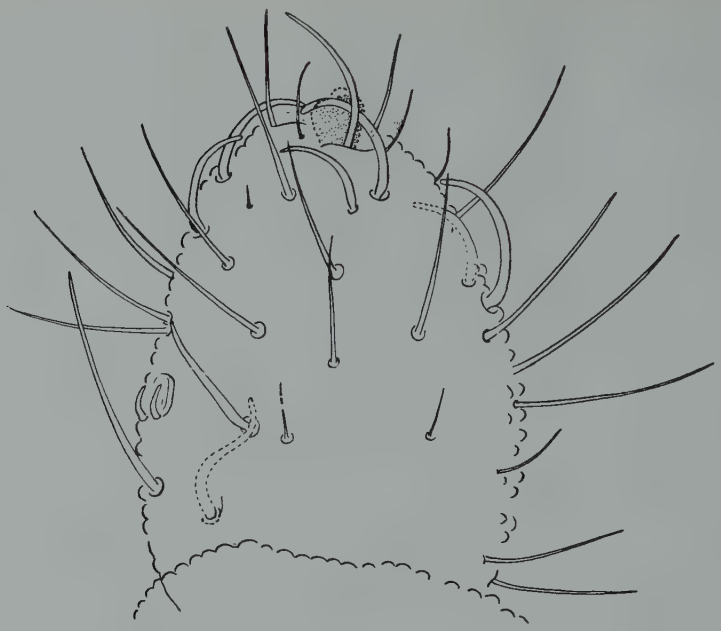


Abb. 1. *Anurida vontoernei* n. sp. Expl. aus der Niederen Tatra, Bystrá-Tal, 13. 8. 1961. Letztes und vorletztes Antennalglied, ♀ (Vergr. 100×10)

Abb. 2. Furcarudiment, ♀ (100×10)

Beschreibung

Allgemeine Kennzeichnung: *Anurida vontoernei* n. sp. gehört zu den Anuriden der granulata-Gruppe. Diagnose: Postantennalorgan mit 11 in einer Ellipse angeordneten Tuberkeln. Ant. IV mit 6 langen, stark gebogenen Sinneshaaren. 8 Ommen jederseits. Furcarudiment mit 1 Außenborste.

Beschreibung: Kopf: Das Verhältnis Antenne zur Kopfdiagonale beträgt 50 : 65. Das Längenverhältnis der einzelnen Antennalglieder ist wie I : II : III + IV = 14 : 11 : 25. Ant. IV mit 6 langen, stark gebogenen Sinneshaaren und dreilappigen Endbläschen. Antennalorgan III besteht aus 2 Sin-

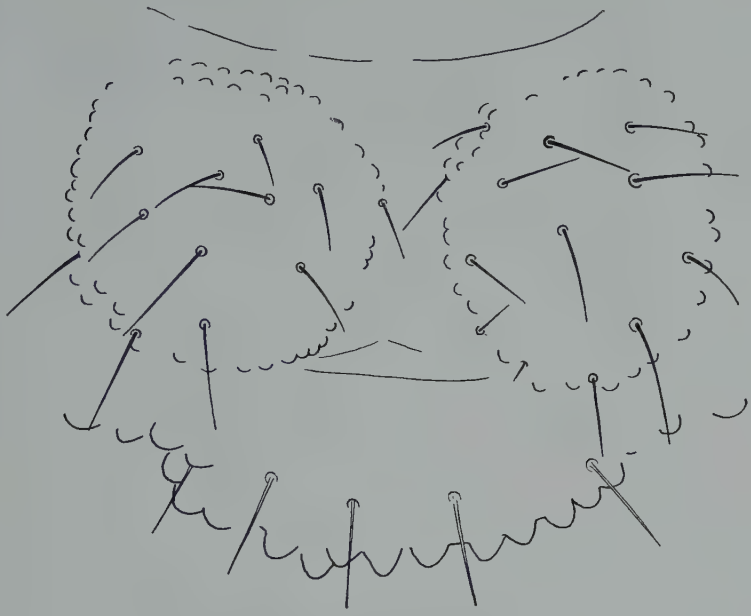


Abb. 3. Ventralansicht der letzten Abdominalglieder, ♀ (100×10)

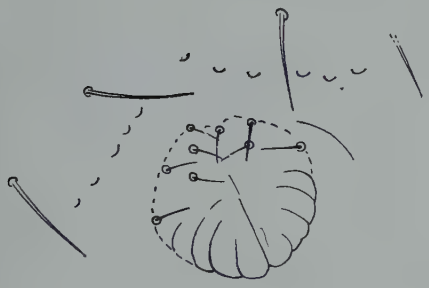


Abb. 4

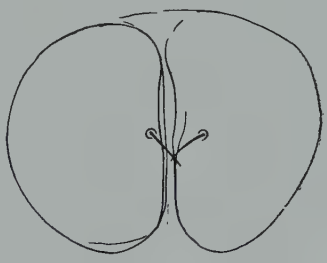


Abb. 5

Abb. 4. Männliche Geschlechtsöffnung (100×10)
Abb. 5. Ventraltubus, ♀ (100×10)

Abb. 6

Abb. 7

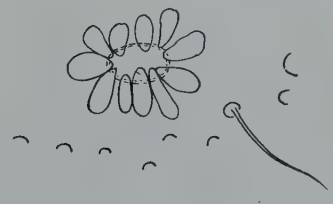


Abb. 8

Abb. 9

Abb. 6. Maxillenkopf (Capitulum maxillae), ♂ (100×10)
Abb. 7. Mandibula, ♂ (100×10)
Abb. 8 u. 9. Postantennalorgan (100×10)

neshaaren und 2 Sinnesstäbchen. Postantennalorgan groß, mit 11 in einer Ellipse angeordneten Höckern. Ommen 8 + 8. Corneae der Ommatiden etwas größer als die Hautkörner. Mandibula und Maxilla sehen denen der *Anurida granulata* Agrell 1943 sehr ähnlich.

Thorax: Th I : II : III = 10 : 24 : 21. Klauen ohne Zähne, Empodialabhang fehlend, Tibiotarsen ohne Keulenhaare.

Abdomen: Abd. I : II : III : IV : V : VI = 25 : 25 : 20 : 24 : 23 : 9. Abd. V mit 4 Langborsten und 4 Kurzborsten. Furcarudiment in Form von

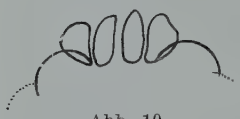


Abb. 10

Abb. 11

Abb. 10. Postantennalorgan mit 2 vorderen Ommen, seitlich gesehen (100×10)
Abb. 11. Klaue III, ♂ (100×10)

glatten, je eine Außenborste tragenden Rundhöckern, welche mehrfach größer sind als die umliegenden Hauthöcker, Tenaculum gänzlich fehlend. Tubus ventralis mit 1 + 1 Borste. Männliche Geschlechtsöffnung mit 9 Borsten.

Habitus: Größe etwa 0,6—0,7 mm, Farbe hell- bis dunkelblau. Haut sehr grob granuliert mit verstreutem punktförmigen Pigment; an den Antennen ist die grobe Granulation nur schwach entwickelt. Pigment der Granula

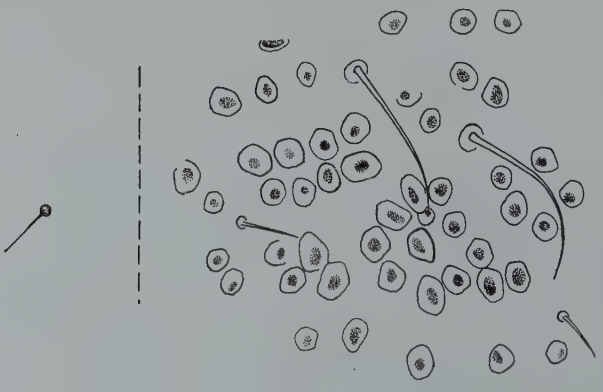


Abb. 12

Abb. 13

Abb. 12. Haarefeld und Granulation auf Abd. V, rechte Hälfte (100×10)
Abb. 13. Kopf und Prothorax (20×6)

im Durchlicht rötlich fluoreszierend. Letztes Abdominalglied durch das vorletzte Glied teilweise überdeckt.

Diskussion: *Anurida vontoernei* n. sp. hat große Ähnlichkeit mit *Hypanurida flavecens* Kseneman 1936, ist aber durch ihre Maxilla und Mandibula gut von derselben zu unterscheiden. Auch von der *Anurida granulata* Agrell 1943, welche in der Niederen Tatra vorkommt (die weißt ist, jederseits 3 Ommen und langgestreckte Sinneshaare auf Ant. IV besitzt), ist sie gut zu unterscheiden.

Vorkommen: Niedere Tatra, Bystrá-Tal, auf einem Standort, wo *Sambucus racemosa, Epilobium angustifolium, Rubus idaeus, Senecio fuchsii, Urtica dioica* wachsen. Probe aus Moosen und Nitrat-Humus zwischen Steinen; 13. 8. 1961 leg. Autor.

Holotypus ♀, Allotypus ♂ mit mehreren Paratypen in Liquide de Swan in der Sammlung des Autors.

Schrifttum

Cassagnau, P.: Sur un essai de classification des Neanuridae Holarctiques et sur quelques espèces de ce groupe. Rev. Française d'Entomologie **22** (2) (1955) 134—163.

Gisin, H.: Collembolenfauna Europas. Genève (1960) 312 S.

Hammer, M.: Investigation of the microfauna of Northern Canada. Part II. Collembola. Acta Arctica **4** (1) (1953) 108.

Kseneman, M.: Diagnosy nových druhů Collembol ze střední Evropy. Diagnosen neuer Collembolenarten aus Mitteleuropa. Sborník Československé Akademie Zemědělské **11** (1936) 102—109.

Stach, J.: The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of Insects. Families: Anuridae and Pseudachorutidae. Acta Monographica Musei Historiae Naturalis Krakow (1949).

Institut für Phytopathologie Aschersleben der Biologischen Zentralanstalt der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
(Direktor: Prof. Dr. M. Klinkowski)

Vergleichende Untersuchungen an *Tetranychus urticae* Koch und *Tetranychus cinnabarinus* Boisd.

Von

R. Fritzsche[1]

(Eingegangen am 12. April 1962)

Durch die Arbeiten von Boudreaux (1956) sowie van de Bund und Helle (1960) wurde für Nordamerika bzw. Holland nachgewiesen, daß an Gewächshauskulturen zwei verschiedene *Tetranychus*-Arten nebeneinander

[1] Dr. R. Fritzsche, Aschersleben, Ermslebener Str. 52, Biologische Zentralanstalt.

auftreten können: *Tetranychus urticae* Koch und *T. cinnabarinus* Boisd. Neuerdings ließ sich dies auch für das Gebiet der Deutschen Demokratischen Republik nachweisen.[2] PRITCHARD und BAKER (1955) führen *T. cinnabarinus* noch in der Liste der Synonyma zu *T. telarius* L. (= *T. urticae* Koch) auf. Die Abtrennung als selbständige Art erfolgte durch BOUDREAUX (1956) auf Grund bestimmter morphologischer und biologischer Unterschiede zu *T. urticae*. Nach Überprüfung dieser Ergebnisse unter holländischen Bedingungen durch VAN DE BUND und HELLE (1960), wodurch einige Merkmale, die BOUDREAUX berücksichtigte, als unspezifisch erkannt wurden, ist eine Trennung der beiden Arten an Hand folgender Merkmale möglich:

1. Die Sommerweibchen von *T. urticae* sind meist gelbgrün gefärbt. Daneben finden sich auch grüne, gelbliche und rötliche Tiere mit mehr oder weniger ausgeprägten dunklen Dorsalflecken. Den orangeroten Winterweibchen fehlen diese Flecke. Die Männchen weisen einen gelbgrünen Farbton auf.

Die Färbung der Weibchen von *T. cinnabarinus* ist zunächst blaßbernsteingelb, wechselt aber mit Erreichen des Höhepunktes der Eiproduktion in ein Dunkelbraunrot mit bräunlichen Dorsolateralflecken. Inaktive Weibchen oder solche, die niedrigen Temperaturen ausgesetzt sind, unterscheiden sich in der Färbung nicht von der der Winterweibchen von *T. urticae*.

2. In der Beborstung der Tarsen und Tibien des ersten Beinpaares der Weibchen sowie in der Ausbildung der dorsalen Hautstrukturen lassen sich gewisse Unterschiede zwischen beiden Arten erkennen. Sie reichen aber auf Grund ihrer Variabilität nicht für eine Artdifferenzierung aus. Das gleiche gilt für die Form der Aedeagusspitze der Männchen.

3. *T. urticae* lebt an einem großen Wirtspflanzenkreis, vermag aber nach VAN DE BUND und HELLE (1960) an Nelke (*Dianthus caryophyllus* L.) keine Populationen zu bilden. *T. cinnabarinus* wird dagegen am häufigsten an dieser Pflanzenart angetroffen. In Laborversuchen war auch eine gute Entwicklung an Buschbohne (*Phaseolus vulgaris* L.) möglich.

4. Unter dem Einfluß verschiedener biologischer Faktoren (besonders abnehmender Lichtintensität) tritt *T. urticae* im Herbst im Freiland und zum größten Teil auch im Gewächshaus unter Ausbildung von Winterweibchen in eine Diapause ein. *T. cinnabarinus* bleibt den Winter über an den Blättern der Wirtspflanzen und entwickelt sich in dieser Zeit hier weiter. Gegenüber Kälte ist *T. cinnabarinus* sehr empfindlich, ebenso gegenüber Schmelzwasser. Unter mitteleuropäischen Klimabedingungen ist eine Überwinterung im Freiland im Gegensatz zu *T. urticae* nicht möglich. Die Milbe muß als zur mediterranen Fauna gehörig angesehen werden.

5. Nach Kreuzungen zwischen *T. urticae* und *T. cinnabarinus* werden keine oder nur sterile Eier abgelegt. In ganz wenigen Fällen gelang eine Weiterzucht bis zur F_2-Generation, deren Eier sämtlich steril waren.

[2] Für die Bestimmung danke ich den Herren Dr. VAN DER LAAN und Dr. VAN EYNDHOVEN, Amsterdam, auch an dieser Stelle vielmals.

Im Rahmen mehrjähriger Untersuchungen über die Variabilität von *T. urticae* zeigte es sich, daß die Färbung der adulten Weibchen in weiten Grenzen schwankt (FRITZSCHE 1960). Dabei läßt sich eine Abhängigkeit von Jahreszeit, Wirtspflanzenart und physiologischem Zustand der Wirtspflanze feststellen. Entgegen den Angaben von VAN DE BUND und HELLE (1960) ist eine gelbgrüne Färbung der Weibchen von *T. urticae* nicht in jedem Falle als Regel anzusehen. Bei Zugrundelegung der Dezimal-Buntskala von PAVLOVSKY (zitiert nach PACLT 1958) erscheint der überwiegende Teil der Tiere an Buschbohne, Sorte „SAXA", vom Zweiblattstadium der Pflanze an bis zur Vollblüte gelblichgrün bis gelbgrün (Farbstufe: Chlorinus 2—3) gefärbt. Vom Ende der Vollblüte an können in zunehmendem Maße bis zur Hülsenreife orange gefärbte Tiere beobachtet werden, wobei die Farbstufen Aurantiacus 2 und 3 vorherrschen, vereinzelt finden sich zu dieser Zeit auch dunklere Farbstufen (Aurantiacus 4 und 5). In jedem Entwicklungsstadium der Pflanzen sind neben Tieren der Chlorinus- und Aurantiacus-Gruppe in geringer Zahl solche vorhanden, deren Färbung der zwischen beiden liegenden Flavus-Gruppe (blaßzitronengelb bis gelb) angehören. Bei dieser Farbverschiebung handelt es sich nicht um einen direkten Einfluß der Jahreszeit auf die Milbenfärbung, sondern um einen Einfluß des Entwicklungszustandes der Wirtspflanze, wie an anderer Stelle bereits nachgewiesen wurde (FRITZSCHE 1960).

Die Wirtspflanzenart beeinflußt ebenfalls die Färbung von *T. urticae*. An Roter Rübe (*Beta vulgaris* forma *rubra* L.), Kartoffel (*Solanum tuberosum* L.) und Calla (*Calla indica* L.) liegen ähnliche Verhältnisse vor wie bei Buschbohne. An Nelke (Edelnelke Sorte „Merle") dagegen zeigt *T. urticae* bereits im Jugendstadium der Pflanzen ein Überwiegen der Farbstufen der Aurantiacus-Gruppe (Aurantiacus 2—4). Daneben sind auch gelbgrüne Tiere vorhanden. Grüne Milben (Viridis-Gruppe), wie sie zum Teil auf Buschbohne und anderen Pflanzenarten gefunden werden können, fehlen. Nach Beendigung der Blüte steigt der prozentuale Anteil der orange gefärbten Weibchen wie bei Buschbohne stark an, wobei vor allem der safrangelbe Farbton (Aurantiacus 3) hervortritt. Die Farbstufen Aurantiacus 4 und 5 sind selten. Auf Erdbeeren, Cyklamen, Chrysantheme und Hortensie sind die Verhältnisse ähnlich wie auf Nelke.

Das Merkmal der Färbung der Weibchen ist neben der Lebensweise das wichtigste Unterscheidungsmerkmal zwischen *T. urticae* und *T. cinnabarinus*. Auf Grund der großen Variabilität der Färbung von *T. urticae* erscheint daher ein kritischer Vergleich dieses Merkmals zwischen beiden Arten notwendig. Die Feststellungen von BOUDREAUX (1956) sind wegen des Fehlens von genau definierten Farbwertangaben für diesen Vergleich nicht geeignet. In den Untersuchungen von VAN DE BUND und HELLE (1960) wurde die Farbskala nach MUNSELL (1952) und von FRITZSCHE (1960) die nach PAVLOVSKY (zitiert nach PACLT 1958) zugrunde gelegt. Beide Skalen sind auf dem Dezimalsystem aufgebaut und gestatten einen Vergleich der Farbwerte. Adulte Weibchen von *T. urticae* auf dem Höhepunkt der Eiproduktion sind

nach VAN DE BUND und HELLE (1960) dunkelbraunrot (MUNSELL-Skala 10 R — JR $^{5}/_{10}$ — $^{3}/_{4}$) gefärbt. Dies entspricht den Farbstufen Aurantiacus 5—7 (gebrannte Erde — Siena) der PAVLOVSKY-Skala. Während Aurantiacus 5 vereinzelt unter den Farbvarianten von *T. urticae* gefunden werden konnte, sind Aurantiacus 6 sehr selten und Aurantiacus 7 niemals anzutreffen. Auf Nelke wurden die letzten beiden Farbstufen nicht festgestellt. Hier stimmen unsere Beobachtungen mit denen von DOSSE (1952), soweit diese für den vorliegenden Vergleich herangezogen werden können, überein. Er beschreibt die Färbung der Weibchen der Nelkenspinnmilbe *T. urticae* forma *dianthica* als gelbliches Rot, das etwa den Farbstufen Aurantiacus 2—4, wie sie auch von FRITZSCHE (1960) beschrieben werden, entspricht. Die einerseits von DOSSE (1952) und FRITZSCHE (1960), andererseits von VAN DE BUND und HELLE (1960) auf Nelken gefundenen Milben können auf Grund ihrer unterschiedlichen Helligkeitsstufen deutlich unterschieden werden. Die in Gewächshäusern der DDR vorkommenden *T. cinnabarinus*-Weibchen weisen die gleiche Färbung auf, wie sie von VAN DE BUND und HELLE (1960) für die holländischen Populationen angegeben wird. Farbwertbestimmungen an Hand der PAVLOVSKY-Skala nach der von FRITZSCHE (1960) angegebenen Methode an über 1500 legereifen Weibchen ergaben Farbstufen im Bereich von Aurantiacus 5—7, wobei die Werte 6 und 7 besonders zahlreich vertreten waren. Unterschiede zwischen Weibchen von Buschbohnen, Calla, Chrysantheme, Hortensie, Nelke und Tomate verschiedenen Entwicklungsstadiums wurden nicht gefunden.

Es bestehen hiernach zwischen den sowohl in Holland als auch in der DDR in Gewächshäusern gefundenen *T. cinnabarinus*-Populationen einerseits sowie der Nelkenspinnmilbe *T. urticae* forma *dianthica* Dosse und den Farbvarietäten von *T. urticae* auf verschiedenen Wirtspflanzen (einschließlich der Nelke) andererseits deutliche Farbunterschiede. Trotz der Variabilitätsbreite in der Färbung, vor allem bei *T. urticae*, kommt es nur in seltenen Fällen zu Überschneidungen. Dies erlaubt eine Trennung von *T. urticae* und *T. cinnabarinus* bei gleichzeitigem Auftreten in Gewächshäusern bereits auf Grund der Färbung, da Bastardierungen und damit möglicherweise verbundene Farbvermischungen ausbleiben, wie Untersuchungen von BOUDREAUX (1956), HUSSEY und PARR (1958), DILLON (1958) und VAN DE BUND und HELLE (1960) ergaben.

Die Angaben der bisherigen Beobachter über den Wirtspflanzenkreis von *T. cinnabarinus* stimmen nicht überein. VAN DE BUND und HELLE (1960) stellten fest, daß auf Nelke ausschließlich *T. cinnabarinus* zu finden ist, *T. urticae* dagegen diese Pflanzenart nicht zu besiedeln vermag. Damit besteht bereits ein Widerspruch zu DOSSE (1952), dessen Nelkenspinnmilbe auf Grund der Färbung nicht mit *T. cinnabarinus* identisch sein kann und nach unseren bisherigen Kenntnissen dem Formenkreis von *T. urticae* angehört. Nach PRICE, WALTON und DREW (1961) gehört die Nelke im Gewächshaus zum Wirtspflanzenkreis von *T. telarius* L. Im Wirtspflanzenkreis von *T. cinnabarinus* fehlt sie. Die auf Grund dieser Widersprüche durchgeführten Beob-

achtungen zeigten, daß die in unseren Gewächshäusern auftretenden beiden *Tetranychus*-Arten Nelken zu befallen vermögen. Dagegen bestehen aber deutliche Befallsunterschiede bei verschiedenen Nelkensorten bzw. -arten. Für diese Beobachtungen wurden zu verschiedenen Zeiten des Jahres (Juli — August, September — Oktober, November — Dezember) an je 10 kräftige Pflanzen mit etwa 50—150 Blättern der *Dianthus caryophyllus*-Formen: Chabaudnelken, Landnelken, Edelnelken, ferner an Federnelken (*Dianthus plumarius* hort.) und Karthäusernelken (*Dianthus barbatus* hort.) je 40 Weibchen von *T. urticae* bzw. *T. cinnabarinus* angesetzt. Die Pflanzen wurden in einem temperaturkonstanten Raum bei + 23 °C aufgestellt. Um ein Zu- oder Abwandern von Milben zu verhindern, erfolgte eine Isolierung der Pflanzen mit Hilfe der von FRITZSCHE (1960) beschriebenen Methodik. Die Auszählung der Eier und beweglichen Stadien wurde nach 6 Wochen vorgenommen. An Chabaudnelke und an Federnelke waren keine gesicherten Unterschiede in der Vermehrungsrate beider Milbenarten feststellbar. Der durchschnittliche Besatz an Eiern und beweglichen Stadien erreichte bei beiden Nelkenarten etwa 1400 bis über 2500 Individuen. Die Pflanzen waren zu dieser Zeit bereits stark geschädigt. An Landnelke, Edelnelke und Karthäusernelke kam es bei *T. cinnabarinus* zu einer deutlichen Vermehrung. Von *T. urticae* konnten nur an Edelnelke nach 6 Wochen bis zu 800 Individuen, Eier und bewegliche Stadien gefunden werden, Karthäusernelke und Landnelke waren ohne Befall. Hieraus ergibt sich, daß die unterschiedlichen Angaben anderer Beobachter hinsichtlicher der Vermehrung der Milben wahrscheinlich auf Sorten- bzw. Artunterschiede der Wirtspflanzen zurückzuführen sind, wie dies bereits für *T. urticae* an verschiedenen Buschbohnensorten festgestellt werden konnte (FRITZSCHE 1961). Worauf diese Unterschiede im vorliegenden Falle beruhen können, wird Gegenstand weiterer Untersuchungen sein. Eine Trennung der beiden Milbenarten an Hand der Wirtspflanze, wie sie von VAN DE BUND und HELLE (1960) in Erwägung gezogen wird, dürfte zunächst noch nicht möglich sein.

Sehr gute Unterschiede zwischen *T. urticae* und *T. cinnabarinus* bestehen in der Populationsdynamik im Laufe des Jahres. Ihre Feststellung erfolgte nach der von FRITZSCHE, WOLFGANG und OPEL (1957) beschriebenen Methode. Wie dort bereits mitgeteilt, ist die Populationsdichte von *T. urticae* im Gewächshaus während der Monate Oktober bis Ende Februar sehr niedrig. Neben einer geringen Zahl aktiver Stadien auf den Wirtspflanzen finden sich in den verschiedensten Verstecken zahlreiche Winterweibchen. Von Mitte März an nimmt die Vermehrung der Milben sehr stark zu. Anfang Mai erreicht sie ihren Höhepunkt, um von Anfang Juni bis Mitte Juli wieder abzufallen. Nach einem Tiefstand Ende Juli bis Anfang August erfolgt nochmals eine Zunahme der Vermehrungsrate, die jedoch nicht mehr die der Monate April bis Juni erreicht. Demgegenüber ist die Vermehrungsrate von *T. cinnabarinus* während des ganzen Jahres nahezu gleichmäßig hoch. Ein gesicherter Abfall während der Wintermonate konnte nicht beobachtet werden. Die Beobachtungen wurden sowohl bei *T. urticae* als auch *T. cinnabarinus* in Warm-

häusern durchgeführt, in denen während der Wintermonate die Temperatur nur in sehr kalten Nächten unter 15 °C absank.

Im Freiland ließ sich *T. cinnabarinus* in der DDR bisher nicht nachweisen. An Hopfen, Stangen- und Buschbohnen u. a. landwirtschaftlichen Kulturen sowie im Obstbau tritt unter unseren Bedingungen von den *Tetranychus*-Arten nur *T. urticae* auf.

Der Vergleich der Färbung und der Lebensweise beider Milbenarten auf Grund eigener Beobachtungen und der Untersuchungen anderer Versuchsansteller ergibt zusammenfassend folgendes Bild:

1. Die aktiven Weibchen von *T. urticae* und *T. cinnabarinus* unterscheiden sich deutlich durch ihre Färbung. Die Farbunterschiede sind artspezifisch, so daß eine Trennung der Arten unabhängig von der Wirtspflanzenart und deren Entwicklungsstadium erfolgen kann.

2. Die an anderer Stelle beschriebene große Variabilität der Färbung von *T. urticae* ist umweltbedingt und charakteristisch für diese *Tetranychus*-Art. Bei *T. cinnabarinus* ist sie in diesem Umfang nicht nachweisbar. Da eine Bastardierung zwischen beiden Arten nicht erfolgt, können sie nebeneinander vorkommen, ohne ihre Artmerkmale hinsichtlich der Färbung zu verlieren.

3. *T. cinnabarinus* tritt unter den klimatischen Bedingungen der DDR nicht im Freiland auf. Diese Art ist gegenüber Kälte wesentlich empfindlicher als *T. urticae*. An Bohnenstangen, Hopfenmasten und anderen Überwinterungsplätzen auftretende Winterweibchen gehören der Art *T. urticae* an.

4 .Die Nelke (*Dianthus caryophyllus* — Varietäten u. a. *Dianthus*-Arten) kann nicht als spezifische Wirtspflanze für *T. cinnabarinus* angesehen werden. Bestimmte Sorten werden sowohl von *T. cinnabarinus* als auch von *T. urticae* befallen. Die Nelkenspinnmilbe *T. urticae* forma *dianthica* ist auf Grund der Farbunterschiede nicht mit *T. cinnabarinus* identisch. Sie ist nach unseren bisherigen Kenntnissen eine Form von *T. urticae*. Auf Grund ihres Verhaltens gegenüber Akariziden ist es nicht ausgeschlossen, daß bereits eine Rasse im Sinne von Semenov-Tian-Shanky (1910) vorliegt.

5. Für *T. urticae* ist die Ausbildung von Winterweibchen (Diapausestadium) charakteristisch, obwohl im Gewächshaus während des ganzen Jahres aktive Tiere gefunden werden können. Der Höhepunkt der Vermehrung liegt in den Monaten April—Juni. *T. cinnabarinus* tritt nicht oder nur sehr selten in Diapause. Die Vermehrungsrate ist während des ganzen Jahres nur unwesentlichen Schwankungen unterworfen.

Schrifttum

Boudreaux, H. B.: Revision of the two spotted spider mite (*Acarina, Tetranychidae*) complex, *Tetranychus telarius* (Linnaeus). Ann. entom. soc. America **49** (1956) 43—48.

Bund, C. F. van de, und W. Helle: Investigations on the *Tetranychus urticae* complex in Northwest Europe (Acari: *Tetranychidae*). Entom. exp. appl. **3** (1960) 142—156.

Dillon, L. S.: Reproductive isolation among certain spider mites of the *Tetranychus telarius* complex, with preliminary notes. Ann. entom. soc. America **51** (1958) 441—448.

Dosse, G.: Die Gewächshausspinnmilbe *Tetranychus urticae* Koch forma *dianthica* und ihre Bekämpfung. Höfchenbriefe **5** (1952) 238—267.

Fritzsche, R.: Morphologische, biologische und physiologische Variabilität und ihre Bedeutung für die Epidemiologie und Bekämpfung von *Tetranychus urticae* Koch. Biol. Zbl. **79** (1960) 521—576.

— Die Wirts-Parasit-Beziehungen zwischen verschiedenen Gemüsepflanzen und *Tetranychus urticae* Koch und ihre epidemiologische Bedeutung. Mitt. biol. Bundesanst. Land- u. Forstwirtsch. Berlin-Dahlem Heft 104 (1961) 138—143.

— H. Wolfgang und H. Opel: Untersuchungen über die Abhängigkeit der Spinnmilbenvermehrung von dem Ernährungszustand der Wirtspflanzen. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkde. **78** (1957) 13—27.

Hussey, N. W., and W. J. Parr: A genetic study of the colour forms found in populations of the greenhouse red spider mite, *Tetranychus urticae* Koch. Ann. appl. biol. **46** (1958) 216—220.

*Munsell, A. H.: Color charts for plant tissues. Munsell Color Company, Maryland (1952).

Paclt, J.: Farbenbestimmung in der Biologie. G. Fischer, Jena (1958).

Price, R. G., R. R. Walton und W. A. Drew: Arthropod pests collected in Oklahoma greenhouses. J. econ. Ent. **54** (1961) 819—821.

Pritchard, A. E., and E. W. Baker: A revision of the spider mite family *Tetranychidae*. Memoirs series 2, San Francisco (1955).

Semenov-Tian-Shanky, A.: Die taxonomischen Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen. Berlin (1910).

Die mit * bezeichnete Arbeit war nur im Referat zugänglich.

Aus dem I. Zoologischen Institut der Universität Wien
(Direktor: Prof. Dr. W. Marinelli)
und dem Istituto e Museo di Zoologia e Anatomia comparata della Università di Bari
(Direktor: Prof. Dr. M. Sarà)

Diplastrella ornata, eine neue mediterrane Art der Familie Spirastrellidae (Demospongiae)

Von

Klaus Rützler und Michele Sarà[1]

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 30. April 1962)

In der nordöstlichen Adria (Rovinj/Istrien) hat Rützler im Juli des Jahres 1961 ein Exemplar des vorliegenden Schwammes gefunden. Es handelt sich um eine im Leben braune Kruste auf der Unterseite eines Steines in 6 m Tiefe vor der Südküste der Isola Rossa.

Zwei andere Exemplare, beides Inkrustationen von rosaroter Farbe, wurden von Sarà am 9. 8. 1961 im Seichtwasser des tyrrhenischen Litorals, im Golf von Policastro, aufgesammelt. Eines davon (registriert unter Nr. 25)

[1] Klaus Rützler, I. Zoologisches Institut der Universität Wien, Wien I, Luegering 1, Österreich. Michele Sarà, Istituto e Museo di Zoologia e Anatomia comparata, Università di Bari, Italien.

stammt von der schattigen Wand (0,5 m Tiefe) einer kleinen Höhle (6×6 m) nahe Scario, in welche eine unterseeische Süßwasserquelle eindringt, sich mit dem Seewasser mischt und eine niedere Temperatur verursacht (17° anstatt der Außentemperatur von 23°).

Das zweite Exemplar (Nr. 41) ist von der ebenfalls schattigen Wand (0,5 m Tiefe) einer anderen kleinen Grotte bei Scario, in der keine Mischung zwischen Süß- und Salzwasser herrscht, entnommen.

Abgesehen von dem Unterschied der Farbe, braun beim Exemplar von Rovinj, rosenrot bei jenen von Scario, und einigen Details der Form und Dimensionen der Tylostyle, stimmen die drei Exemplare in wesentlichen Merkmalen überein, die sie von *Diplastrella bistellata* (Schmidt) unterscheiden. Deshalb erklären wir sie zu einer neuen Art: *Diplastrella ornata*. Für diese Art betrachten wir das Exemplar aus Rovinj als Holotypus (deponiert unter Nr. 11.050 im Naturhistorischen Museum Wien, Abteilung Evertebrata), da es das größte ist und ein Muster, in Formol fixiert, vorliegt; jene aus Scario gelten als Paratypus.

HADROMERINA

Spirastrellidae

Diplastrella ornata nov. spec.

Habitus: Der Holotypus bedeckte in Form einer — im Durchschnitt 0,5 mm dicken — Kruste die Fläche von 14×7 cm.

Abb. 1. Oberflächenansicht von *Diplastrella ornata* (Holotypus). a) Nadelbündel, b) verzweigter Subdermalkanal, c) aufliegende Fremdkörper

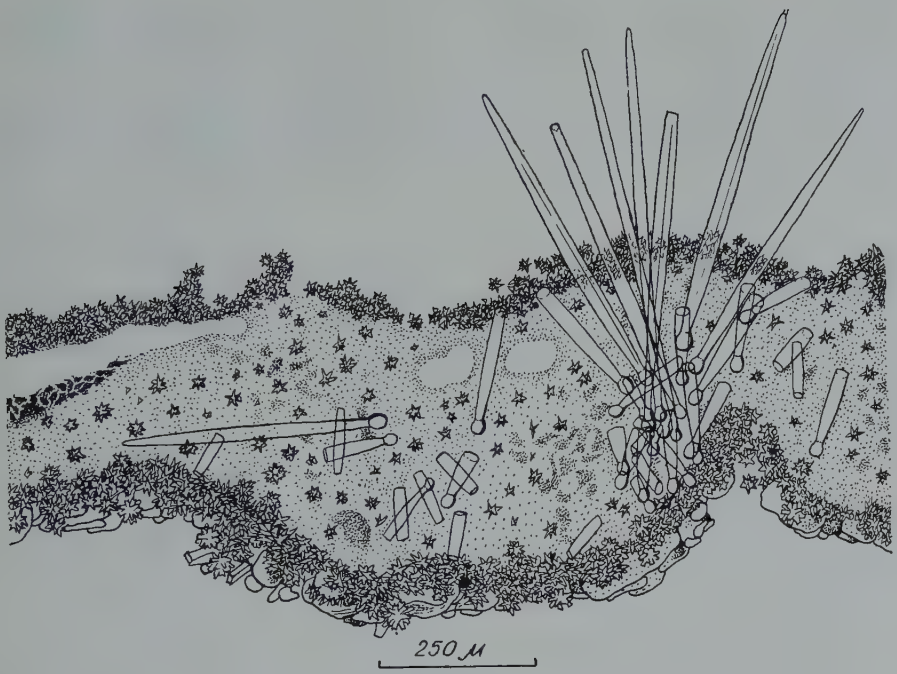


Abb. 2. Vertikalschnitt durch *Diplastrella ornata* (Holotypus). Erklärung im Text

Die Farbe erschien im Leben als sattes Braun, das in Formol ausblaßte. Das Tier hat die Konsistenz von brüchigem Leder, seine Oberfläche wird in ziemlich regelmäßigen Abständen von etwa ½ mm (von Zentrum zu Zentrum) durch pinselartig angeordnete Nadelbündel durchdrungen, die 0,3 bis 0,4 mm hoch aufragen (Abb. 1); die Spitzen benachbarter Bündel berühren und verzahnen sich dabei meist. Diese gleichförmige Struktur wird aufgelockert durch aderartige Subdermalkanäle, die jedoch nicht so stark ausgebildet sind wie bei der Gruppe üblich und beim fixierten Exemplar fast nur durch die Anordnung der Nadelbüschel gekennzeichnet werden.

Oscula und Pori sind im konservierten Zustand kontrahiert und in der Aufsicht nicht erkennbar; auch im Schnitt sind sie durch eingeschobene Mikroskleren nur schwer meßbar. Die Messungen ergaben 40 µ, respektive 16 bis 20 µ.

Anatomie: Ein Vertikalschnitt durch die Kruste (Abb. 2) zeigt eine Massierung von kleinen Mikroskleren im Ectosoma, hierauf das Endosoma mit eingestreuten Mikroskleren vom gemischten Typus. An der Basis sind hauptsächlich große Doppelaster, vermischt mit Substratkörnern, angehäuft.

Die Tylostyle, in Büscheln angeordnet und mit ihren Köpfchen zum Teil in der Basis versenkt, ragen mit den Spitzen über die Oberfläche hinaus. Vereinzelte liegen tangential im Parenchym. Große Kanäle verlaufen knapp unter der Rinde, parallel dazu kleinere, ebenfalls tangential, tiefer im Endosoma.

Das Skelett besteht aus Tylostylen, Oxen, Diplastern, Spirastern und abgeleiteten Formen.

Beim Holotypus beträgt die Länge der Tylostyle (Abb. 3 a) 300—850 μ, die Dicke (unabhängig von der Länge) 7,6—23 μ. Der Durchmesser der Köpfchen ist fast immer schwächer als der größte des Nadelschaftes. Köpfchen wie

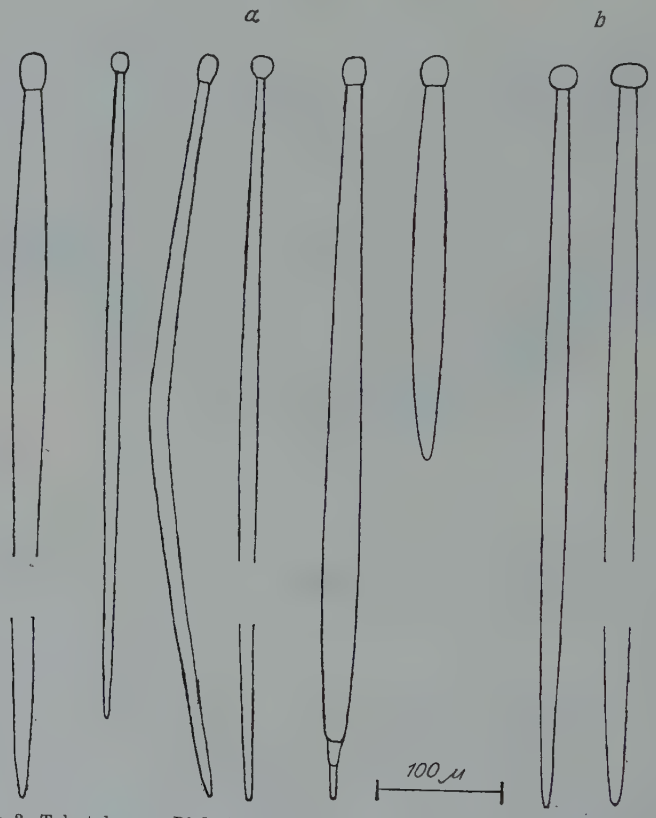


Abb. 3. Tylostyle von *Diplastrella ornata*. a) Holotypus, b) Paratypus (Nr. 41)

Spitzen variieren stark in Ausbildung und Form (Abb. 4). Die Dimensionen der mehr oder weniger gebogenen Oxe (Abb. 5 a) betragen 26—80 μ mal 3,9 bis 10,4 μ.

Die Mikroskleren kommen in drei Größenkategorien vor (Abb. 5 b, c, d): 57—76 μ, 19—38 μ und 7,8—18,2 μ. Die größten — Diplaster — besitzen mehrfach verzweigte Strahlspitzen, extremer noch als das Sarà (1961) bei *Diplastrella bistellata* der Tremiti-Inseln beschreibt.

Die prinzipiellen Unterschiede der Paratypen im Hinblick auf den Holotypus betreffen die Dimensionen und das Aussehen der Tylostyle. Im Exemplar Nr. 25 von Scario sind die Tylostyle ziemlich robust und der Kopf breiter als hoch; der Stiel ist auffallend spindelförmig und erreicht 25—28 μ

in der Dicke. Entsprechend der Form des Köpfchens erreicht sein Durchmesser jenen des Schaftes an seiner dicksten Stelle.

Im Exemplar Nr. 41 hingegen haben die Tylostyle geringere Dicke als im Holotyp und überschreiten selten 15 μ Maximaldurchmesser (Abb. 3 b). Formvariationen der Köpfchen und Spitzen, letztere oft abgerundet, sind

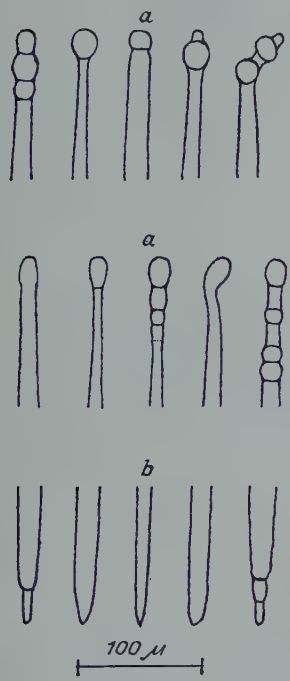


Abb. 4

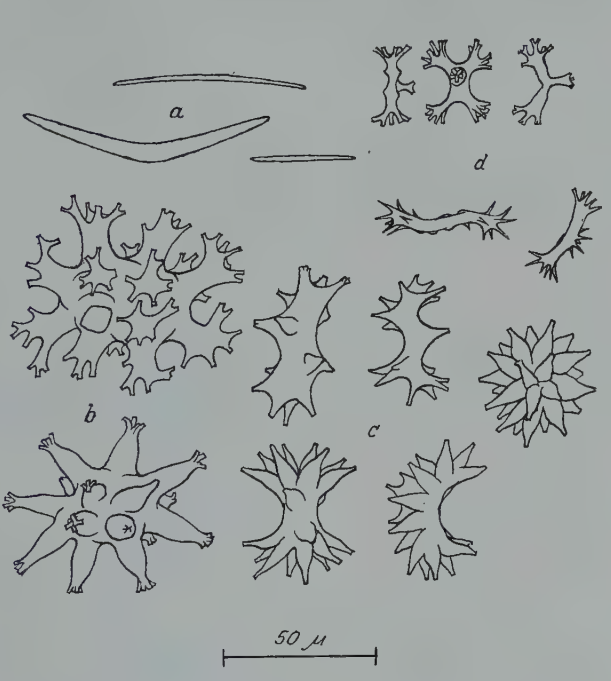


Abb. 5

Abb. 4. Variabilität der Tylostyle von *Diplastrella ornata* (Holotypus). a) Köpfchen, b) Spitzen

Abb. 5. Nadeln von *Diplastrella ornata* (Holotypus). a) Oxe, b) große Diplaster, c) Diplaster und Spiraster mittlerer Größe, d) kleine Diplaster, Spiraster und abgeleitete Formen

zahlreich. Wie die Tylostyle erinnern die Diplaster, wenn hier auch mehr verzweigt, an jene der Exemplare von den Tremiti-Inseln, die Sarà (1961, p. 34) als aberrante Form zu *Diplastrella bistellata* (Schmidt) gestellt hat. Es ist übrigens nicht auszuschließen, daß jene Exemplare der Tremiti-Inseln zu *Diplastrella ornata* zu rechnen sind.

Vorkommen: Der Holotypus dieses Schwammes wurde an der Unterseite eines Steines in 6 m Tiefe gefunden; die Paratypen dagegen kommen von dunklen Wänden kleiner Grotten in 0,5 m Tiefe.

Diskussion: *Diplastrella ornata* ist neben *Diplastrella bistellata* (Schmidt), die in der Litoralzone zwischen 0 und 60 m weit verbreitet ist, die zweite aus dem Mittelmeer beschriebene Art der Gattung *Diplastrella*.

Diplastrella ornata unterscheidet sich von der Schmidtschen Art (Topsent 1900, p. 125) grundsätzlich durch die spindelförmige Ausbildung der

Tylostyle, das Vorhandensein von Oxen und durch die mehrfach verzweigten Strahlspitzen der größten Diplaster. Es existieren Exemplare, wie jene der Tremiti-Inseln, die zu *Diplastrella bistellata* gerechnet wurden, bei denen diese Unterschiedsmerkmale schwach angedeutet sind. Ihr wirklicher taxonomischer Stand bleibt zweifelhaft, da eine größere Serie von Exemplaren fehlt und man vermuten kann, daß es sich um einen Fall von Bastardbildung zwischen *Diplastrella bistellata* und *Diplastrella ornata* handle.

Schrifttum

Sarà, M.: La fauna di Poriferi delle grotte delle isole Tremiti. Studio ecologico e sistematico. Arch. Zool. Ital. **46** (1961) 1—59.

Topsent, E.: Étude monographique des Spongiaires de France. III-Monaxonida (Hadromerina). Arch. Zool. exp. gén. 8 (1900) 1—321.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Eine neue Milbe aus der Nasenhöhle von Vögeln (Acarina, Speleognathidae)

Von

Wilhelm Fritsch[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 24. April 1962)

Die von Boyd (1948) beschriebene Milbe *Speleognathus sturni* (Abb. 1), die von Womersley (1953) in eine neue Gattung *Boydaia* gestellt wurde, fand ich in der Nasenhöhle folgender europäischer Vögel: *Fringilla coelebs*, *Passer montanus*, *Hirundo rustica*, *Motacilla alba* und *Sturnus vulgaris*. Die von Baker & Wharton (1952) vermutete weite Verbreitung dieser Milbe wird dadurch bestätigt.

Die Art weist außerordentlich interessante morphologische Eigenheiten auf. Die gesamte Körperoberfläche, besonders aber die Beine, sind mit einem dichten Pelz unendlich feiner Härchen bedeckt, die nur mit stärkster Vergrößerung an den Körperrändern als feiner Ciliensaum erkennbar sind; im übrigen ist aber das Integument fein punktiert, so daß es wie regelmäßig fein gerastert erscheint. Diese Behaarung verhindert eine Benetzung des Körpers, so daß die Tiere auf der Schleimhaut wie auf einer festen Unterlage rennen können. Die Bezeichnung „rennen" wurde hier bewußt gewählt, denn ihre Bewegung erfolgt außerordentlich rasch, und es ist oft schwierig, ihrer nach Öffnung der Nasenhöhle habhaft zu werden. Dabei hat man den Eindruck, daß sie das Licht fliehen, wenngleich, wie bei der Gattung *Speleogna-*

[1] Dr. Wilhelm Fritsch, München 22, Widenmayerstraße 26.

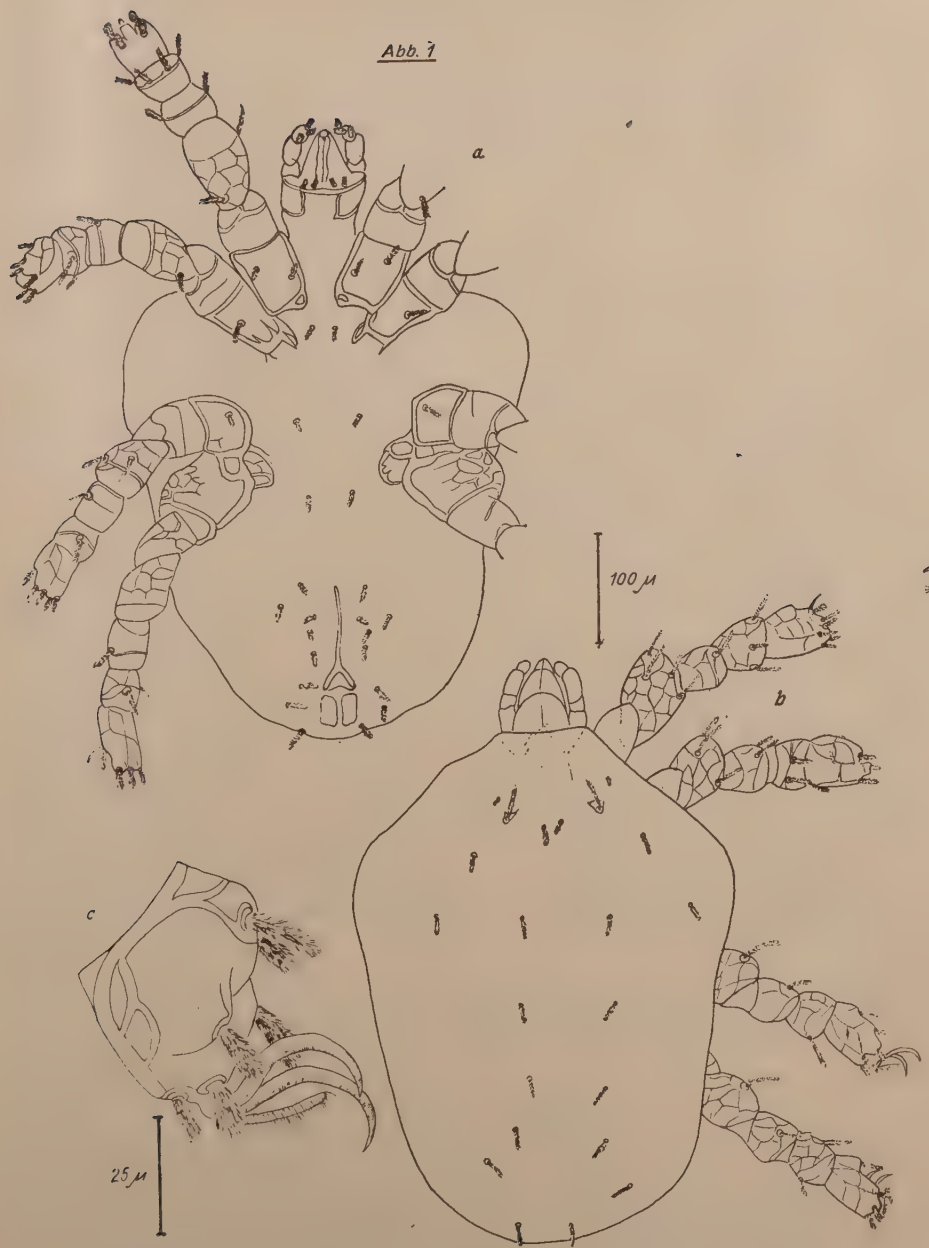


Abb. 1. *Boydaia sturni* (Boyd 1948), ♀. a Ventralseite, b Dorsalseite, c Tarsus III dorso-lateral

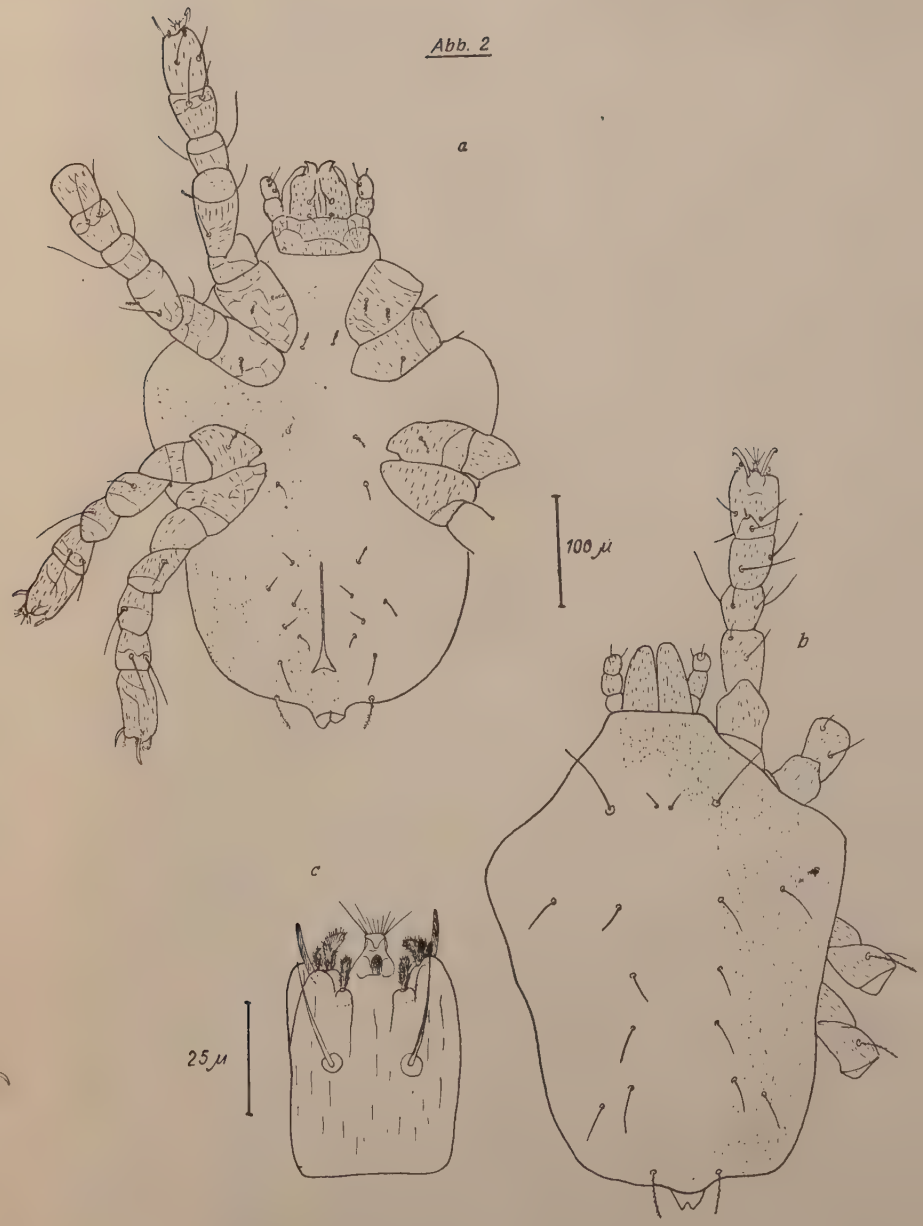


Abb. 2. *Boydaia willmanni* n. sp., ♀. a Ventralseite, b Dorsalseite, c Tarsus I ventral

thus, keine Augen zu erkennen sind. Infolge ihrer großen Beweglichkeit glaube ich nicht, daß sie reine Schleimhautparasiten sind; denn dazu wäre der ganze Aufwand zur Unbenetzbarkeit und ihre Schnelligkeit nicht nötig.

Das Idiosoma der Tiere ist dunkel- bis schwarzrot, die Gliedmaßen dagegen sind gelb gefärbt. Sie sind nur durch Kochen in Kalilauge durchsichtig zu präparieren.

Boydaia sturni (Boyd 1948) (Abb. 1)

Syn. *Speleognathus sturni* Boyd 1948

Nur das ♀ wurde gefunden. Gestalt plump, sackförmig, größte Breite zwischen den Beinen II und III. Alle Borsten, ohne Ausnahme, stark behaart, keulenförmig, etwa 20 μ lang.

Dorsalseite (Abb. 1 b): Rücken ohne Schildbedeckung. Stigmen nicht erkennbar. Sie müssen jedoch am Grunde der Maxillen liegen, da von hier aus zwei fast parallele Tracheen mit feiner Spiralverdickung bis nach hinten zur Geschlechtsöffnung verlaufen, wo sie sich wahrscheinlich in mehrere Äste auflösen. Trichobothrien des Propodosoma etwa doppelt so lang wie die übrigen Borsten, am Grunde von einer kragenartigen Manschette umgeben.

Ventralseite (Abb. 1 a): Die Geschlechtsöffnung, vor dem Hinterende gelegen, bildet einen sagittalen Spalt, der sich kaudal dreieckig erweitert. Dahinter zwei kleine Schildchen (?). Die Lage und Anzahl der Körperborsten ist aus den Abbildungen zu ersehen.

Gliedmaßen: Gnathosoma mit dreigliedrigen Palpen. Coxen der Beine I und II sowie III und IV jederseits miteinander verbunden und submarginal stehend. Alle Beinglieder mit Chitinstrukturen, die stark an die Felderung von Peridineen erinnern. Alle Tarsen (Abb. 1 c) gleich gestaltet, mit sechs stark behaarten, dicken, kurzen Borsten, zwei einziehbaren, stark gebogenen Krallen und einem borstenartigen, einseitig behaarten Empodium zwischen den Krallen. Beine I und IV etwas länger als II und III.

Länge einschließlich Gnathosoma 0,397—0,552 mm, Länge des Gnathosoma 0,085 mm, Breite 0,255—0,356 mm.

Habitat: In der Nasenhöhle, selten auch in der Mundhöhle von *Sturnus vulgaris, Fringilla coelebs, Passer montanus, Hirundo rustica* und *Motacilla alba.*

In der Nasenhöhle von *Capella gallinago* dagegen fand ich eine neue Art der Gattung *Boydaia,* die ich nach dem verdienten Acarologen Dr. Carl Willmann benenne:

Boydaia willmanni n. sp. (Abb. 2)

Nur das ♀ ist bekannt.

Auch diese Art besitzt auf dem ganzen Körper einen Pelz feinster Härchen, so daß das Integument fein gerastert erscheint. Gestalt wie bei der vorigen Art. Die Beborstung ist jedoch von dieser stark abweichend. Die Borsten

sind nur teilweise behaart und auch dann wesentlich spärlicher als bei *B. sturni*. Die Trichobothrien des Propodosoma sind etwa 30 μ lang und völlig glatt, ohne die Manschette der vorigen Art. Die übrigen Rückenborsten sind ganz schwach behaart. Der Palptarsus trägt ventral 2 längere glatte Börstchen und ein Sinnesstiftchen und dorsal ein weiteres Börstchen. Die beiden Borstenpaare der Maxillen stehen nicht in einer Reihe wie bei *B. sturni*, sondern hintereinander und sind glatt. Behaarte Borsten auf der Ventralseite stehen zwischen den Coxen I und III und seitlich des stark nach hinten vorgestülpten Exkretionsporus. Die sechs Paar Borsten seitlich der Geschlechtsöffnung sind glatt, das letzte Paar etwa doppelt so lang wie die übrigen. Behaarte Borsten finden sich ferner auf den Coxen I (2 Borsten) und den Coxen II und III (je 1 Borste) sowie, lateral bis dorsal stehend, auf den Femora aller Beine (je 1 Borste) und an den Spitzen der Tarsen (Abb. 2 c). Die übrigen Borsten der Beine sind glatt, ebenso das Borstenpaar zwischen den Coxen IV.

Die Geschlechtsöffnung gleicht der von *B. sturni*, jedoch fehlen die dort beobachteten kleinen Plättchen dahinter.

Die Glieder der Beine wie auch das Gnathosoma sind nicht polygonal gefeldert, sondern längsgestrichelt, die Coxen schwach gefeldert und quergestrichelt. Die Tarsen sind ähnlich wie bei der vorigen Art, das Empodium jedoch nicht borstenförmig, sondern ein strahlenförmiger Kranz feiner Härchen, die auf einem kegelförmigen Höcker sitzen (Abb. 2 c). Länge einschließlich Gnathosoma 0,510 mm, Breite 0,320 mm, Länge der Gnathosoma 0,085 mm.

Habitat: In der Nasenhöhle von *Capella gallinago*.

Patria: Erlangen (Bayern) 1950.

Schrifttum

Baker & Wharton: An Introduction to Acarology. The Macmillan Comp. New York 1952, S. 190.

Coorman, J.: Sur un Acarien nouveau, Parasite des Fosses nasales des Oiseaux et remarques sur la Famille des Speleognathidae. Ann. Parasit. **29** (4) (1954) 426—432.

Boyd, E. M.: A new Mite from the respiratory tract of the Starling. Proc. Ent. Soc. Wash. **50** (1) (1948) 9—14.

Crossley, D. A.: Two new nasal Mites from Columbiform Birds. J. Parasit **38** (5) (1952) 385—390.

Porter, J. C., and R. W. Strandtmann. Nasal Mites of the English Sparrow. Texas Journ. Sci., **4** (3) (1952) 393—399.

Womersley, H.: A new Genus and Species of Speleognathidae (Acarina) from South Australia. Trans. Roy. Soc. S. Aust. **76** (1953) 82—84.

— Another new Species of *Boydaia* (Speleognathidae; Acarina) from Australia. Trans. Roy. Soc. S. Aust. **77** (1954) 65—66.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Knemidocoptes laevis passeris, eine neue Unterart der Gattung *Knemidocoptes* Fürstenberg, 1870, Fam. Epidermoptidae, Ordnung Acari

Von

Wilhelm Fritsch[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 16. Mai 1962)

Dubinin (1953) reiht die bisher zur Familie Acaridae, Claus 1880, gestellte Gattung *Knemidocoptes* in die Familie der Epidermoptidae Trt. ein und gliedert diese Familie folgendermaßen:

1. Subfamilie: Epidermoptinae Dub., 1953,
2. Subfamilie: Knemidocoptinae Dub., 1953,
3. Subfamilie: Myialgesinae Trt.

Die Unterfamilie Knemidocoptinae umfaßt ausschließlich Arten der Gattung *Knemidocoptes* mit verschiedenen Unterarten:

Kn. philomelae Sicher
Kn. glaberrimus Sicher
Kn. mutans Robin
Kn. mutans forma *mutans* Dub.
Kn. mutans forma *fossor* Ehlers
Kn. mutans forma *jamaicensis* Turk
Kn. laevis Raillet
Kn. laevis forma *columbae* Raill.
Kn. laevis forma *gallinae* Raill.

Die von mir in den Federfollikeln von *Passer domesticus* und *Fringilla coelebs* gefundene neue Form ist nahe verwandt mit *Kn. laevis* forma *gallinae* (Abb. 2 a), unterscheidet sich jedoch deutlich von dieser durch die Form des Propodosomatalschildes.

Knemidocoptes laevis passeris n. ssp. (Abb. 1 und 2 b—c).

♀ — Ventralseite (Abb. 1 b, 2 b—c): Gestalt kreisrund. Alle Beine normal fünfgliedrig. Tarsus I und II mit einer kurzen, kräftigen Klaue, einem Sinneskegel und mehreren Börstchen (Abb. 2 c). Beine I und II kurz und dick, III und IV sehr schwach, mit einer winzigen Kralle, in der Mitte des

[1] Dr. Wilhelm Fritsch, München 22, Widenmayerstraße 26/III.

Abb. 1. *Knemidocoptes laevis passeris*. a ♀, Dorsalseite; b ♀, Ventralseite; c ♂, Ventralseite; d ♂, Dorsalseite

Körpers genau lateral stehend. Coxalleisten I konvergierend, doch weit voneinander getrennt, proximal hakenförmig umgebogen. Parallel dazu die Coxalleisten II, die proximal von einer zuerst nach vorn gebogenen, dann geradlinig verlaufenden Linie (Geburtsöffnung) verbunden und außen und hinten von einem schmalen Schildchen gesäumt werden. Ein Paar winzige Börstchen auf den Coxen I. Zwischen den Beinen III und IV wird eine sehr kurze Coxalleiste sichtbar. Zwischen den Beinen III, fast in gerader Linie stehend, vier Paar winzige Börstchen. Gnathosoma (Abb. 2 b) mit kräftigen Cheliceren, zweigliedrigen, schwachen Palpen und breiten, in der Mitte anscheinend nicht völlig verschmolzenen Maxillicoxen, mit einem Paar kräfti-

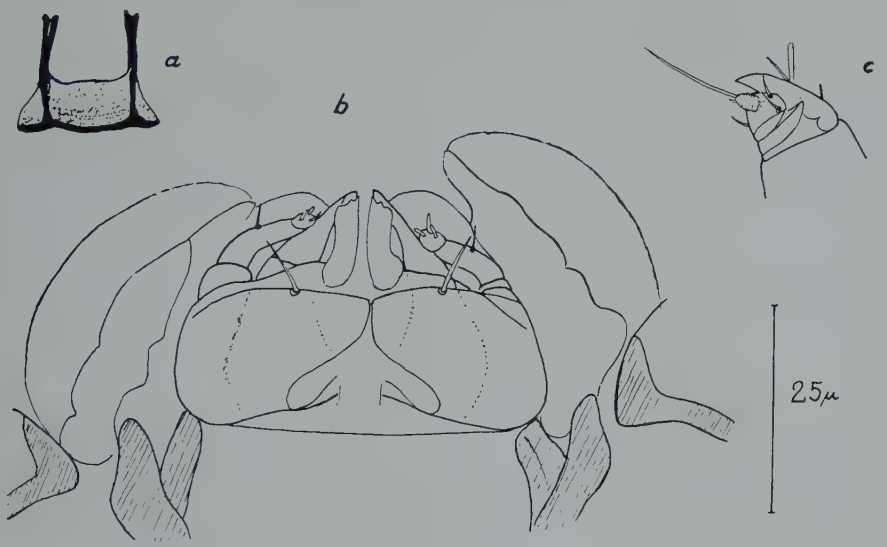


Abb. 2. a *Knemidocoptes laevis gallinae*, Propodosomatalschild (nach Dubinin 1953), b und c *Knemidocoptes laevis passeris*, ♀. b Gnathosoma ventral, c Tarsus II ventro-lateral

ger Borsten und herzförmiger Zeichnung in der Mitte. Das ganze Gnathosoma beim ♀ von breiten, bogenförmig gekrümmten Membransäumen umgeben, die bei der Larve und beim ♂ nicht vorhanden sind.

Dorsalseite (Abb. 1 a) mit viereckigem Propodosomatalschild („Stirnfeld" bei Canestrini 1899), ebenso lang wie breit, Seiten- und Hinterrand von einer Chitinleiste umrahmt („Stirnleisten" bei Canestrini 1899), Hinterecken seitlich dreieckig ausgezogen. Seitlich davon die Setae scapulares externae und die winzigen S. sc. internae. Dicht über den Beinen III je 2 kurze und dazwischen 1 längeres Börstchen. Ein Paar weitere Börstchen hinter den Beinen IV. Die terminal liegende Analspalte wird von 5 Paar mehr oder weniger kurzen Borsten und einem Paar mäßig langer Endhaare flankiert. Häufig ist die fertig ausgebildete Larve im Innern des ♀ gut zu erkennen. Länge 0,228—0,244 mm, Breite 0,205—0,238 mm.

♂ — (Abb. 1 c—d): Wesentlich kleiner als das ♀. Opisthosoma konisch zulaufend und hinten geradlinig abgestutzt, mit einem Paar körperlanger Endhaare. Coxalleisten I konvergierend und sich gerade berührend, aber nicht verschmolzen, die übrigen frei. Die Borsten auf den Coxen I und III und die Lateralhaare länger als beim ♀. Penis mit ziemlich großem, verkehrt V-förmigen Chitingerüst, mit einem Paar winziger Börstchen dahinter und von einer rautenförmigen Linie (Genitalschild?) umgeben. Seitlich des Beginns der mehr oder minder terminalen, doch noch vollständig ventral gelegenen Analspalte, die beiden Kopulationshaftnäpfe. Seitlich von diesen und hinter ihnen je ein Paar kurzer Börstchen. Gnathosoma mit kräftigen Palpen, ohne membranösen Saum. Beine I und II noch wesentlich stärker als beim ♀, Tarsus außer der Kralle einen langgestielten Haftlappen tragend. Beine III und IV etwas schlanker, Tarsen ohne Krallen, aber mit Haftlappen und einem auffallend langen Tasthaar. Propodosomatalschild nur mit seitlichen, schwächer ausgeprägten Chitinleisten und abgerundeten, nicht dreieckigen Hinterecken. Setae scapulares externae fast so lang wie die halbe Körperbreite, S. sc. internae fehlen. S. humerales externae von halber Körperbreite, S. h. internae kurz, wenig länger als beim ♀. Die übrige Rückenfläche ohne Borsten. Länge 0,120 mm, Breite 0,105 mm.

Habitat: An den Federpapillen von *Passer domesticus* und *Fringilla coelebs*.

Schrifttum

Canestrini, G., und P. Kramer: Sarcoptidae. Tierreich, **7**. Lief. (1899).

Dubinin, W.: Fauna SSSR, VI. 6. Akademie der Wissenschaften der UdSSR, Moskau-Leningrad (1953).

Ehlers, E.: Die Krätzmilben der Vögel. Z. wiss. Zool. **23** (1873) 228—253.

Raillet, A.: Etude zoologique du Sarcopt. lisse, nouvelle forme acarienne parasite des oiseaux de Basse-Cour. Bull. Soc. Zool. France **12** (1887) 127—136.

Yunker, C. E.: Apparent extrinsic variation in *Knemidocoptes pilae* Lavoipierre and Griffith 1951 (Acarina: Sarcoptiformes). Journ. of Parasitol. **41** (6) (1955).

Nomenklatur

Zur Sicherung der Stabilität im gegenwärtigen Gebrauch von zoologischen Namen sind im Bulletin of Zoological Nomenclature vol. 19, Pt. 1, die folgenden Anträge gestellt worden. Auf die „Official Lists" (der Nomina conservata) sollen gesetzt werden (bei Gattungsnamen auch die hinzugefügten generotypischen Artnamen und die auf sie etwa gegründeten Namen der Familiengruppe):

1. *Scolytus* Geoffroy (1762) (mit *scolytus* Fabricius 1775), Scolytidae Westwood 1838 (Insecta, Coleoptera) (Z.N. [S.] 81). — 2. Nachdem durch Direction 16 die

Namen des Werkes Brisson (1760): Ornithologie, für die Nomenklatur verfügbar gemacht worden waren, soll diese Entscheidung beschränkt werden auf den lateinischen Text der „Tabula synoptica Avium secundum Ordines" (p. 26–61 des Werkes), wo nicht gebräuchliche Namen dadurch bedroht werden (Aves) (Z.N. [S.] 1033). — 3. Die Namen der Familiengruppe Cimicidae Latreille [1802—1803], Anthocoridae Fieber (1837), Nabidae Costa (1852), Prostemmatinae Reuter (1890), Notonectidae Latreille [1802—1803], Reduviidae Latreille (1807), Triatominae Jeannel (1919) (bei Unterdrückung von Acanthiidae Costa [1852], Clinocoridae Kirkaldy [1906], Coriscinae Stål [1873], Conorhinidae Amyot & Serville [1843] sowie der Nebenbildungen zu diesen Namen auf den „Index" der unterdrückten Namen) (Z.N. [S.] 958) (Insecta, Hemiptera). — 4. Auf den „Index" der unterdrückten Namen sollen die folgenden nicht im Gebrauch befindlichen Nomina dubia gesetzt werden: *Oriolus cothurnica* Scopoli (1786), *Tetrao Novae Guineae* Gmelin [1789], *Megapodius brazieri* Sclater (1869), *Cuculus rufulus* Vieillot (1817), *Sericornis tyrannulus* de Vis (1905), *Crateroscelis montana* de Vis (1897), *Muscicapa tessacurbe* Scopoli (1786), *M. luzoniensis* Gmelin [1789], *Saxicola merula* Lesson (1828), *Meliornis schistacea* de Vis (1897) (Aves) (Z.N. [S.] 1033). — 5. *Ammodiscus* Reuss (1862) (mit *arenaceus* Williamson 1858, für den ein Neotypus festgelegt wird) (Foraminifera) (Z.N. [S.] 1087). — 6. (*Beudanticeras*) *laevigatum* Sowerby (1827) (p. 93) und (*Cymbites*) *laevigatus* Sowerby (1827) (p. 135) bei Unterdrückung von (*Ammonites*) *laevigata* Lamarck (1822) (Cephalopoda) (Z.N. [S.] 1203). — 7. *Biomphalaria* Preston (1910) (mit *smithi* Preston 1910), bei Unterdrückung von *Planorbina* Haldeman (1842), *Taphius* H. & A. Adams (1855) und *Armigerus* Clessin (1884) (Gastropoda) (Z.N. [S.] 1392). — 8. *Argyrodes* Simon (1864) (mit *argyrodes* Walckenaer 1841), *Dipoenura* Simon (1908) (mit *fimbriata* Simon 1908), *Robertus* Pickard-Cambridge (1879) (mit *astutus* Pickard-Cambridge 1879), *Theonoe* Simon (1881) (mit *filiola* Simon 1881) und *Eucarphia* Huebner [1825] (Lepidoptera!) (mit *vinetella* Fabricius 1787), bei Unterdrückung von *Argyrodes* Guenée (1945), *Theonoe* Philippi (1865) und *Ctenium* Menge (1871) (Arachnidae) (Z.N. [S.] 1481). — 9. (*Corixa*) *affinis* Leach (1817) (bei Unterdrückung von *atomaria* Illiger 1807) (Insecta, Heteroptera) (Z.N. [S.] 1482). — 10. *Dorippe* Weber (1795) (mit *quadridens* Fabricius 1793, synonym zu *frascone* Herbst 1785), *Dromia* Weber (1795) (mit *personata* Linnaeus 1758, und auch *dormia* Linnaeus 1763), *Dromidiopsis* Borradaile (1900) (mit *australiensis* Haswell 1882) und *Notopus* de Haan (1841) (mit *dorsipes* Linnaeus 1758 und auch *lanatus* Linnaeus 1767), Dorippidae de Haan (1841), Dromiidae de Haan (1833). Für *Dromia personata* (Linnaeus 1758) wird als Neotypus ein ♂ von N. O. Spanien im Museum Leiden festgelegt, beschrieben und abgebildet (Decapoda) (Z.N. [S.] 1488). — 11. *Lambrus* Leach (1815) (mit *longimanus* Linnaeus 1758) und *Parthenope* Fabricius (1798) (mit *horrida* Linnaeus 1758), bei Unterdrückung von *Parthenope* Weber (1795), Parthenopidae Macleas (1838) (Decapoda) (Z.N. [S.] 1487). — 12. *Corystes* Latreille [1802—1803] (mit *cassivelaunus* Pennant 1777) (bei Unterdrückung von *Euryala* Weber 1795), Corystidae Samouelle (1819) (Decapoda) (Z.N. [S.] 1486). — 13. *Ceratiocaris* M'Coy (1849) (mit *solenioides* M'Coy 1845) mit Priorität gegenüber *Leptocheles* M'Coy (1849), auf Grund der Selektion des ersten Revisors; Ceratiocarididae Salter (1860) (Crustacea, Archaeostraca) (Z.N. [S.] 1489). — 14. Das Werk von C. J. B. Amyot (1845—1847): „Entomologie Française, Rhynchotes, Méthode Mononymique" werde, weil nicht binominal, auf den Index der verworfenen Werke gesetzt (Z.N. [S.] 1478).

Zoologen, die zu diesen Anträgen Stellung nehmen wollen, werden gebeten, diese in doppelter Ausfertigung unter der jedem Antrag beigefügten Referenz-Nr. bis spätestens 1. August zu senden an: The Assistant Secretary, International Commission on Zoological Nomenclature, c/o British Museum (Natural History), Cromwell Rd., London S. W. 7, England.

Die am 6. XI. 1961 erschienene Neuauflage der internationalen Nomenklaturregeln ist am 28. Mai 1962 in einer autorisierten deutschen Übersetzung von Dr. Otto Kraus von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft (Frankfurt/Main, Senckenberganlage 25) herausgegeben worden und bei dieser zum Preise von DM 7,— + Porto erhältlich.

Erich M. Hering (Berlin-Dahlem)

Deutsches Mitglied der Internationalen Kommission

für Zoologische Nomenklatur

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 27836. — Veröffentlicht unter ZLN 5039 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.

Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 206/62

Zoologischer Anzeiger

Band 169 Oktober 1962 Heft 7–8

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen

*Mycelites*befall an Stacheln von lebenden Seeigeln

Von

W. J. Schmidt[1]

Mit 6 Abbildungen

(Eingegangen am 19. Mai 1962)

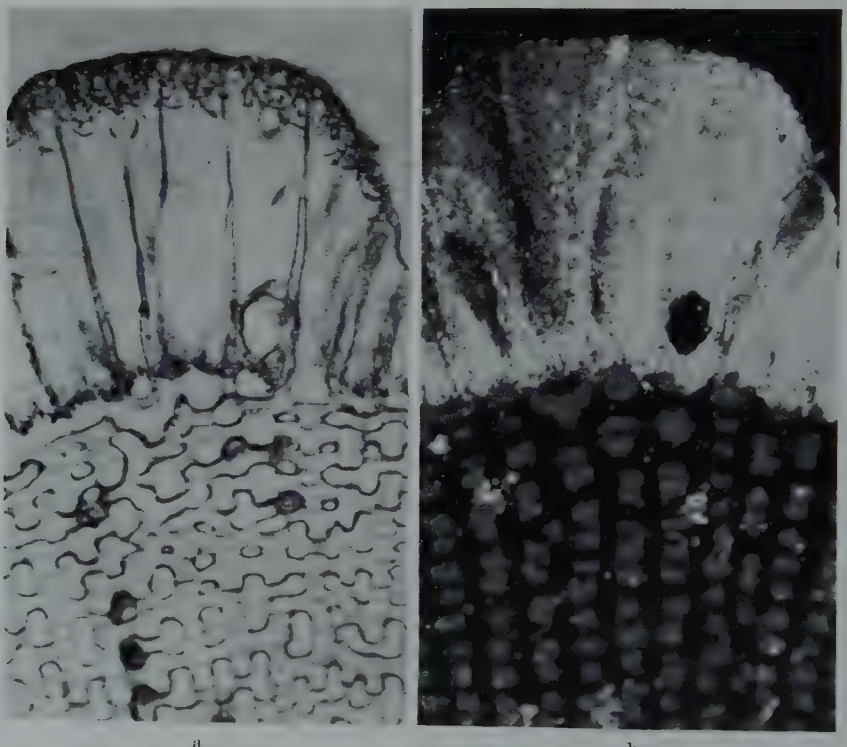
Man hat seit langer Zeit (s. Zusammenfassung von Peyer 1945) mancherlei kalkige tierische Hartteile, wie Foraminiferenschalen, Kalkröhren, von Polychaeten, Schnecken- und Muschelschalen, Fischschuppen, verkalkte Knorpel, Knochen und Zähne von Bohrgängen bestimmter Art durchsetzt gefunden. Diese wurden meist an Resten abgestorbener Tiere beobachtet, jedoch in einzelnen Fällen auch während des Lebens der betreffenden Form, so z. B. an den Zähnen von *Annarrhichas* (W. J. Schmidt 1954). Als Erzeuger der Bohrkanäle gelten Algen oder Pilze, über die freilich bisher nur wenig Gesichertes bekannt ist. Sie werden mit dem Sammelnamen „*Mycelites ossifragus*" (Roux 1887) bezeichnet.

Bei Echinodermenskeletstücken sind meines Wissens *Mycelites*gänge bisher nicht beobachtet. Ich fand sie jedoch an trocken aufgehobenen Stacheln von Seeigeln, und zwar Cidariden, die lebend erbeutet worden waren. Untersucht wurden Stachelschliffe von *Eucidaris clavata* Mts., *Eucidaris metularia* (Lamarck), *Phyllacanthus dubius* Brisson und einer weiteren nicht bestimmten Cidaride. Obwohl diese Stacheln von verschiedener Herkunft waren, boten alle *Mycelites*befall dar, so daß es sich um ein häufiges Vorkommen zu handeln scheint.

Von seltenen Ausnahmen abgesehen, stellt bekanntlich ein Echinodermskeletstück trotz seiner oft reich differenzierten und funktionell angepaßten Form und trotz der Gerüststruktur größerer Skeletteile einen Calcit-Einkristall dar, der nur Spuren organischer Substanz enthält. Dabei besteht eine geregelte Lage der kristallographischen Hauptachse (die durch Ermittelung der optischen Achse zu erfassen ist) zur Gestalt des Skeletstückes. Zum Beispiel verläuft die optische Achse bei allen Seeigelstacheln nach deren Länge, so daß man auf dem Stachelquerschnitt im Polarisationsmikroskop konoskopisch das bekannte negativ einachsige Interferenzbild des Kalkspats wahrnimmt (zur allgemeinen Orientierung über diese Fragen s. W. J. Schmidt 1953; hier vollständige Angabe der Literatur).

[1] Prof. Dr. Dr. h. c. W. J. Schmidt, Zoologisches Institut der Universität Gießen, Gießen/Lahn, Ludwigstr. 23.

Nur die Stacheln der Cidariden (und einiger wenigen anderen Formen) machen von der Einkristallnatur derart eine Ausnahme, daß beim erwachsenen Tier der nicht mehr von lebendem Gewebe bedeckte, weitaus größte Teil des Stachels eine mikrokristalline Rinde besitzt. Diese entsteht — worauf an anderer Stelle näher eingegangen werden soll — durch Umwandlung einer oberflächlichen Schicht des ursprünglich vorhandenen Einkristalls. Abb. 1 a mag genügen, um die Ver-



a b

Abb. 1. *Eucidaris metularia*, Stachelquerschliff, an die Oberfläche stoßender Teil, 150 : 1, a) gew. Licht, am Oberrand *Mycelites*-Bohrgänge; b) Pol. × optische Differenzierung von Stachelrinde und zentraler Stachelmasse

hältnisse zu erläutern: In a sieht man einen radialen an die Oberfläche stoßenden Ausschnitt vom Querschliff eines Stachels der *Eucidaris metularia*: die untere Hälfte zeigt das Gerüst der zentralen unverändert gebliebenen einkristallinen Stachelmasse, die obere die mikrokristalline Rinde, in der von der ursprünglichen Stachelstruktur nur noch radiale röhrenartige Reste ihres Lückenwerks kenntlich sind. Bei Betrachtung des gleichen Schliffes zwischen gekreuzten Polars (Abb. 1 b) wird der Unterschied von zentraler Stachelmasse und Rinde noch auffälliger: während nämlich der unveränderte Stachelanteil, gemäß dem Durchblick längs der optischen Achse, bei einer

vollen Umdrehung des Objekttisches dunkel bleibt, zeigt sich die Rinde unter allen Azimuten mehr oder minder hell und läßt einen Aufbau aus nadelig-blättrigen Elementen erkennen.

In dieser umgewandelten Oberflächenschicht der Cidaridenstacheln findet sich nun hauptsächlich der *Mycelites*befall. Schon Abb. 1 a gibt ein gutes Beispiel dafür, indem sich am Außenrand der Rinde ein Gewirr von feinen Kanälchen zeigt, das, an der Oberfläche am dichtesten, nach innen hin allmählich sich auflockert. Stärkere Vergrößerung (Abb. 2 a) lehrt, daß

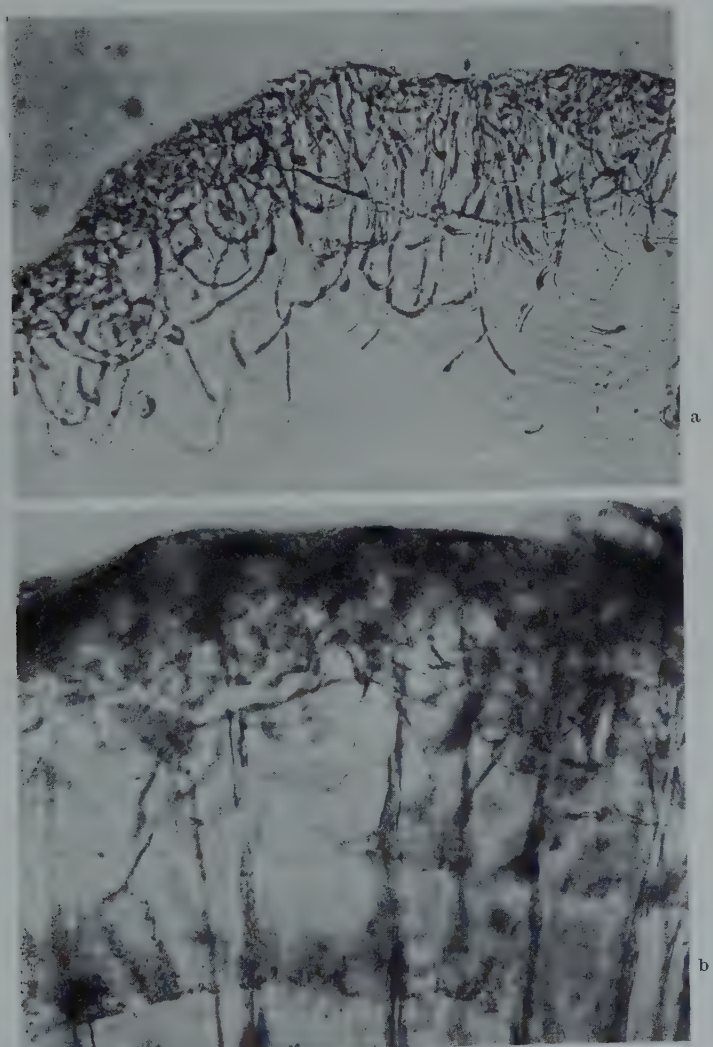


Abb. 2. a) *Eucidaris metularia*, Stachelquerschliff. Rinde, 375 : 1, feine *Mycelites*-Bohrgänge; b) *Eucidaris clavata*, 125 : 1, feine *Mycelites*-Kanäle an der Oberfläche und darunter ein viel weiterer Kanal, von links nach rechts verlaufend; in der Rinde senkrecht röhrenartige Reste des Lückenwerks des ursprünglichen Einkristalls, aus dem die Rinde hervorgeht

die Kanälchen an der — freilich oft leicht beschädigten — Oberfläche beginnen, zunächst meist gerade und senkrecht zum freien Rand gegen das Innere vordringen, dann aber sich krümmen, schlängeln und verzweigen.

Um die am Präparat mit Canadabalsam gefüllten *Mycelites*kanälchen deutlich zu sehen, muß man die Aperturblende des Mikroskops einschnüren. Wird ein Polarisationsmikroskop gebraucht, so ist auf die Stellung der Stachelrinde zur Schwingungsrichtung des (allein eingeschalteten) Polarisators zu achten: Im großen Ganzen ist die Orientierung der nadeligen Rindenkristallite so, daß die Schwingungsrichtung kleinerer Brechzahl des Calcits (n_e = 1.49) radial zum Stachel liegt, die größerer (n_o = 1.66) also tangential. Steht daher an der betrachteten Stelle des Stachelquerschliffes die Radialrichtung der Rinde parallel der Schwingungsrichtung des Polarisators, dann wirkt die Rinde mit der Brechzahl n_e (1.49), die kleiner ist als die des Canadabalsams (n = 1,54) in den Kanälchen; alsdann erscheinen die Röhrchen bei hoher Einstellung hell, bei tiefer dunkel. Nach Drehung des Objekttisches um 90° aber wirkt der Calcit mit n_o = 1.66, d. h., er bricht das Licht weit stärker als Canadabalsam, und jetzt zeigen sich die Kanälchen bei hoher Einstellung dunkel, und sie heben sich viel besser von der Umgebung ab als zuvor. Dasselbe gilt für die mikrokristalline Rinde am Stachellängsschliff. Der einkristalline Anteil des Stachels dagegen bleibt am Querschliff unter allen Azimuten bei der Brechzahl n_o; am Längsschliff aber wechselt seine Lichtbrechung, und zwar gegensätzlich zu jener der Rinde.

Zwischen gekreuzten Polars (Abb. 3 a, b) treten an dünnen Schliffen, und zwar an möglichst gleichmäßigen auslöschenden Rindenstellen die Kanälchen durch ihre von der Umgebung abweichende Polarisationsfarbe hervor: die Lumina der Gänge bewirken Materialausfall in der Schliffdicke und mindern damit den Gangunterschied. So zeigen sich z. B. Verzweigungen auf das deutlichste und ebenso der kreisförmige Umriß der Bohrkanäle.

Bei *Eucidaris clavata* fanden sich in der Stachelrinde, meist nahe der Oberfläche, rundliche oder längliche „Blasen" (Abb. 4), gewöhnlich in größerer Zahl beieinander. Wenn es auch zunächst scheinen mag, sie lägen isoliert, so läßt sich doch bei Prüfung mit stärkeren Objektiven ihr Zusammenhang mit den *Mycelites*kanälen sicher feststellen: einzelne Kanälchen erweitern sich an ihrem Ende meist unvermittelt zu einer Blase, die nicht selten gegen die Verlaufsrichtung des Kanälchens abgeknickt ist, was die Erkennung des Zusammenhangs beider erschwert. Diese Blasen in der Stachelrinde erinnern sehr an entsprechende Bildungen in den von *Mycelites* befallenen Zähnen des *Anarrhichas lupus* (W. J. Schmidt 1954, s. Abb. 15 dort); ich möchte glauben, daß die kugeligen Endanschwellungen der Kanälchen, wie dort, mit der Bildung von Fortpflanzungskörpern des bohrenden Organismus zu tun haben.

Die Bohrgänge sind meist von geringem Kaliber, wenn auch ihre Weite bei verschiedenen Stacheln und sogar im gleichen Schwankungen unterliegt. Jedoch stößt man vereinzelt auf viel dickere Gänge (Abb. 2 b), die schräg oder senkrecht zu den vom Gerüstwerk in der Rinde verbliebenen röhrigen

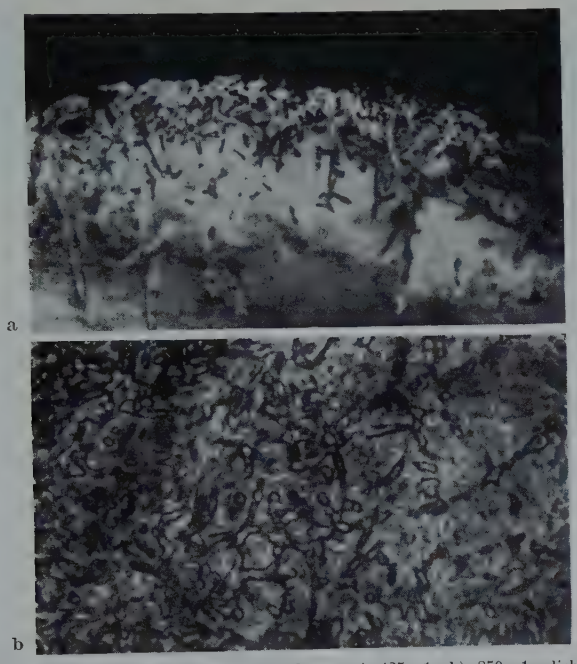


Abb. 3. *Eucidaris metularia*, Stachelquerschliff, Pol. ×. a) 425 : 1; b) 850 : 1, dichter *Mycclites*-Befall an der Rindenoberfläche, Kanälchen durch abweichende Polarisationsfarbe aus der Umgebung hervorgehoben

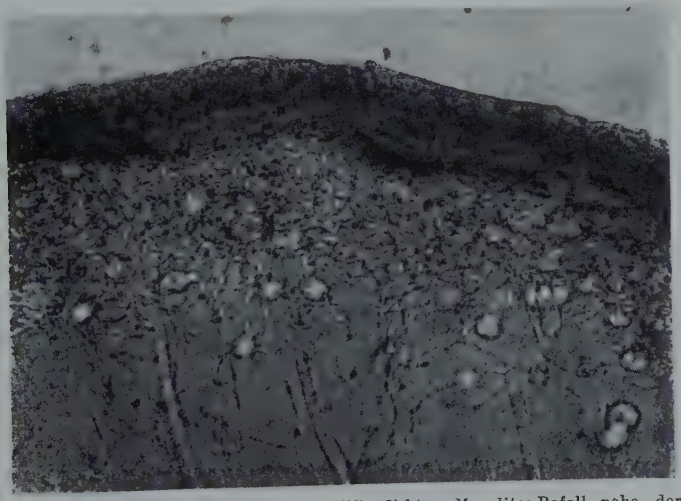


Abb. 4. *Eucidaris clavata*, 375 : 1, Stachellängsschliff, dichter *Mycelites*-Befall nahe der Oberfläche, zahlreiche Kanälchen mit kugeligen Endblasen; unten kanalartige Reste vom Lückenwerk des ursprünglichen Einkristalls

Hohlräumen verlaufen. Manchmal (Abb. 5) gehen solche Gänge von einem Hohlraum aus, der resorptiv in der Rinde entstand, anfangs weit und unregelmäßig begrenzt ist, dann aber sich verengt und bei geichbleibendem

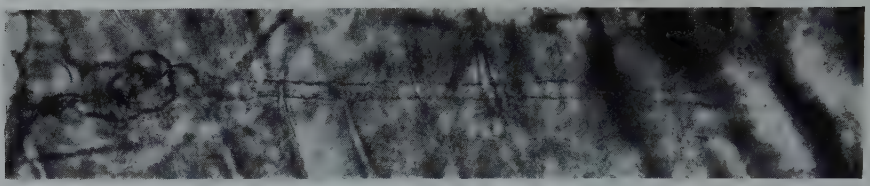


Abb. 5. *Eucidaris clavata*, 125 : 1, von einer Höhlung der Rinde (links) ausgehender parallel der Stachel-oberfläche verlaufender dicker Bohrkanal

Kaliber als schnurgerades Röhrchen die Rindenmasse durchläuft. Man wird wohl annehmen dürfen, daß es sich bei dem Erzeuger der groben Gänge um einen anderen bohrenden Organismus handelt, der freilich mit dem gewöhnlich auftretenden verwandt sein mag.

Vereinzelt finden sich die Bohrgänge auch im einkristallinen Stachelanteil (Abb. 6 a u. b), allerdings nur nahe der Rinde. Manchmal läßt sich der Übertritt eines Kanälchens aus der Rinde in die zentrale Stachelmasse verfolgen. In dieser freilich wird der *Mycelites*befall niemals so üppig wie in der Rinde. Die Bohrgänge halten sich naturgemäß stets innerhalb der Balken des Gerüstwerks; kennt man doch bisher *Mycelites* nur durch die Ausbohrungen, die er in kalkigem Material erzeugt. In dem ursprünglich vom lebenden Skleroblastengewebe erfüllten Lückenwerk des Calcits könnten die Kanälchen ja auch nur sichtbar sein, wenn sie eine besondere erhaltungsfähige Wand besäßen.

Die Beschränkung der Bohrgänge auf die Stachelrinde legt den Vergleich mit *Mycelites*-befallenen Haizähnen (W. J. Schmidt 1962) nahe, bei denen das oberflächliche harte und an organischer Substanz (Kollagen) verarmte Durodentin von Kanälchen freibleibt, während das innere

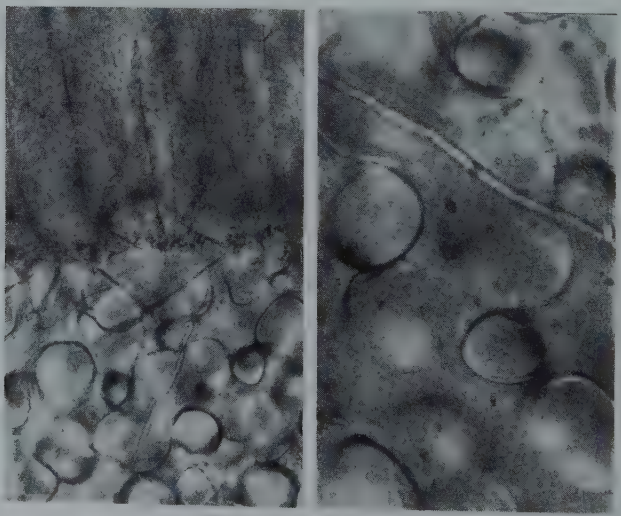


Abb. 6. *Mycelites*-Kanälchen im Gerüstwerk des Einkristalls, von *Eucidaris clavata*, a) 375 : 1; b) 810 : 1 vereinzelte Kanälchen von *Mycelites*

Dentin, vom Zahnsockel ausgehend, zerstört wird. Die Lokalisierung der Bohrgänge ist also gegensätzlich wie bei den Seeigelstacheln, bei denen der oberflächliche Anteil von *Mycelites* angegriffen wird. Sollte bei den Cidaridenstacheln der Gehalt der Rinde an organischer Masse größer sein als im einkristallinen Anteil? Einige Entkalkungsversuche an Caridenstacheln schienen mir für einen größeren Gehalt der Rinde an organischer Substanz zu sprechen. Jedoch sind hier weitere Untersuchungen nötig. Es ist schwer vorstellbar, daß der bohrende Organismus, der sich im Kalk so üppig entfaltet, dort nur Schutz sucht, ohne die mit der Auflösung des Kalkes freigelegte organische Substanz für seine Ernährung zu verwenden.

Wenn es sich, gemäß dem oben Gesagten, bei den untersuchten Cidaridenstacheln um *Mycelites*befall am lebenden Tier handelt, so scheint doch noch ein Unterschied zu bestehen gegenüber Fällen, wie bei *Annarrhichas*, dessen Zahnbein lebendes Pulpagewebe enthält. Für die Cidaridenstacheln mit mikrokristalliner Rinde bleibt noch näher zu untersuchen, ob in ihrem Innern noch lebendes Skleroblastengewebe enthalten ist.

Bekanntlich siedeln sich auf den Stacheln lebender Cidariden mancherlei kleine Tierformen an wie Foraminiferen, Kieselschwämme, Bryozoen. Zum Teil zerstören sie die mikrokristalline Rinde, so daß diese mehr oder minder abgetragen erscheint. Bei anderen Seeigeln tritt solcher Stachelbewuchs nicht oder höchstens in ganz geringfügigem Maße auf. Dies hängt gewiß mit dem Fehlen der mikrokristallinen Rinde zusammen, indem das Lückenwerk eines Einkristallstachels nach außen hin besser abgeschlossen ist als bei Anwesenheit einer Rinde, in der die radialen Kanäle (s. o.) mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stehen.

Bei Bodentieren, wie Seeigeln, wird man vermuten dürfen, daß der Befall mit *Mycelites* — durch Übernahme seiner Fortpflanzungskörper — von Artgenossen oder von Molluskenschalen aus erfolgt, welch letzte bekanntermaßen sehr oft angebohrt werden, sei es am lebenden Tier oder an Schalenresten, die sich in dem Schlamm finden, auf dem viele Seeigel leben.

An Schliffen durch andere, von lebenden Seeigeln gewonnene Skeletstücke, wie Schalenplatten, Teilen des Kieferapparates, fand ich niemals Bohrgänge, was verständlich ist, da sie (mit Ausnahme der Zähne) während des ganzen Lebens von Gewebe umhüllt sind. Jedoch dürften nach dem Tode und der Verwesung eines Seeigels auch solche Skeletstücke dem *Mycelites*befall zugänglich sein.

Es wäre erwünscht, bei Dredgezügen gewonnene isolierte Skeletstücke von Seeigeln und anderen Echinodermen auf *Mycelites*befall zu prüfen. Weiter würde sich empfehlen, lebenden Cidariden Stacheln zu entnehmen, einerseits mikrokristalline Rinde abzuschaben, zu zerkleinern und so unter dem Mikroskop in den Trümmern nach dem lebenden *Mycelites* zu fahnden, andererseits aber solche Stacheln für die cytologische Untersuchung des *Mycelites* zu fixieren. Diese könnte wohl an gefärbten Schliffen vorgenommen werden, einfacher aber an Rindensplittern unter

dem Deckglas nach vorsichtiger Entkalkung bei mikroskopischer Kontrolle und anschließender Färbung und Weiterbearbeitung der hinterbliebenen organischen Anteile. Vielleicht dürfte es auf solchem Wege gelingen, des bohrenden Organismus habhaft zu werden, um seine Organisation und systematische Stellung zu ermitteln.

Zusammenfassung

Stacheln der Cidariden *Eucidaris clavata, Eucidaris metularia, Phyllacanthus dubius* und einer weiteren nicht bestimmten Form aus der gleichen Familie zeigten jene von pflanzlichen Organismen erzeugten Bohrkanäle, die mit dem Sammelnamen „*Mycelites ossifragus* (Roux 1887)" bezeichnet werden. Derartige Bohrgänge waren bisher an Echinodermen-Skeletstücken unbekannt. Die untersuchten Stacheln stammten von lebenden Seeigeln, so daß also ihr Befall nicht etwa erst nach dem Absterben ihres Trägers zustande kommt, wie dies für manche andere Bohrgänge solcher Art (z. B. in Knochen) bekannt ist. Das Auftreten von *Mycelites*kanälen gerade bei Cidariden hängt damit zusammen, daß diese Formen (und einige wenige andere Echinoidengattungen) Stacheln mit einer mikrokristallinen Rinde besitzen, die durch Umwandlung des oberflächlichen Anteils des Calciteinkristalls entsteht, den der Stachel (bei allen Seeigeln) ursprünglich darstellt. Diese Rinde ist der bevorzugte Sitz der feinen sich verästelnden Bohrkanäle von kreisörmigem Querschnitt. An manchen Stellen der Rinde finden sich gruppenweise Bohrgänge, die mit blasenförmigen Enderweiterungen abschließen, Bildungen, die wahrscheinlich mit der Entwicklung von Fortpflanzungskörpern des *Mycelites* im Zusammenhang stehen. Der Stachelbefall der auf dem Meeresboden lebenden Seeigel mit *Mycelites* dürfte durch Übertragung seiner Fortpflanzungskörper von Artgenossen oder Muschel- und Schneckenschalen ausgehen, die bereits mit *Mycelites* behaftet sind.

Schrifttum

Peyer, B.: Über Algen und Pilze in tierischen Hartsubstanzen. Arch. Jul. Klaus-Stiftung, Erg.-Band zu Band **20**. Zürich 1945.

Roux, W.: Über eine im Knochen lebende Gruppe von Fadenpilzen (*Mycelites ossifragus*). Z. wiss Zool. **45** (1887) 227–254.

Schmidt, W. J.: Einiges über Biokristalle. Nachr. Gießener Hochschulges. **22** (1953) 73–86.

— Über Bau und Entwicklung der Zähne des Knochenfisches *Anarrhichas lupus* L. und ihren Befall mit *Mycelites ossifragus*. Z. Zellf. **40** (1954) 25–48.

— Über *Mycelites*-Befall an Zähnen fossiler Haie. Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie **47** (1962) 587–601.

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. Herre)

Histologische Untersuchungen an den sogenannten Cardiadrüsen im Magen von *Mus musculus* L.

(Ein Beitrag zur Terminologie der Cardiadrüsen)

Von

Helmut Schulz[1,2]

Mit 14 Abbildungen

(Eingegangen am 10. Februar 1962)

Magendrüsen, welche in der Nähe des Eintrittes des Oesophagus in den Magen gelegen sind und die keine Haupt- oder Belegzellen besitzen oder denen diese beiden Zellelemente fehlen, nennt man gemeinhin „Cardiadrüsen".

Edelmann (1889), der das Fehlen von Belegzellen in Verbindung mit der oesophagusnahen Lage zur Charakterisierung der Cardiadrüsen heranzieht, beschreibt eine ausgedehnte Cardiadrüsenzone bei *Mus musculus* L., welche sich an der kleinen Kurvatur des Magens hinter der den kutanen Vormagen vom drüsigen Hauptmagen trennenden Grenzfalte befindet.[3]

Bensley (1902), der besonders auf das Vorhandensein schleimabsondernder Zellen und das Fehlen von Hauptdrüsenzellen in den Cardiadrüsen hinweist, beschreibt seinerseits eine Cardiadrüsenregion, welche sich — nur wenige Drüsenschläuche breit — hinter der den Magen umfassenden Grenzfalte erstreckt und weist darauf hin, daß die von Töpfer (1891) und Edelmann (1889) angegebene Cardiadrüsenfläche an der kleinen Kurvatur alle charakteristischen Merkmale einer Hauptdrüsenregion besitzt und somit nicht als Cardiadrüsenzone bezeichnet werden darf.

Pernkopf und Lehner (1931) beschreiben eine Cardiadrüsenzone, welche sowohl das von Edelmann und Töpfer als auch das von Bensley angegebene Magengebiet umfaßt. Auf Grund der Erkenntnis, daß die Cardiadrüsen vorwiegend Schleimreaktionen geben, die denen der Nebenzellen der Hauptdrüsenregion entsprechen, äußert Bensley die Vermutung, daß die Cardiadrüsen durch Retrogradation aus den Hauptdrüsen hervorgehen.

---

[1] Dr. Helmut Schulz, Institut f. Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel.

[2] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

[3] Mayersbach (1954) bemerkt zu seinen Untersuchungen an den menschlichen Cardiadrüsen, daß Belegzellen bis in den Oesophagus hinaufreichen können und daß deshalb nicht erst das vollständige Fehlen dieser Zellsorte in den Magendrüsen als diagnostisches Kriterium für das Auftreten von Cardiadrüsen gewertet werden darf, sondern neben anderen Merkmalen auch schon eine starke Reduktion der Belegzellzahl als Merkmal für eine Cardiadrüse gelten kann.

Die von ihm verwendeten Schleimreaktionen (besonders Mucicarmin in recht konzentrierter Lösung wurde von ihm gebraucht) sind unspezifisch, und es soll deshalb in der vorliegenden Arbeit die von BENSLEY vorgebrachte Theorie über die strukturellen Beziehungen zwischen den Cardia- und Magenhauptdrüsen durch die Anwendung neuerer histochemischer Methoden am Magen der Maus geprüft werden.

Material und Methodik

Es wurden 20 Mägen von erwachsenen weißen Labormäusen (♂♂ und ♀♀) untersucht. Fixierung: Carnoy, Bouin. Histochemische Reaktionen: HALE n. MÜLLER, PAS n. MCMANUS, Cytochromoxydase n. GRÄFF, Succinodehydrase n. GOEBEL u. PUCHTLER, Leucinaminopeptidase n. SELIGMAN und Mitarbeiter, Esterase n. SELIGMAN, alkalische Phosphatase n. GOMORI, saure Phosphatase n. GOMORI. Übersichtsfärbungen: Azan, H.-E.

Befunde der Untersuchungen

Die Mukopolysaccharide: Die mikroskopische Anatomie der Magendrüsen der Maus ist schon so häufig Gegenstand von Erörterungen gewesen, daß hier nur die für die Beweisführung unbedingt notwendigen Faktoren, insbesondere histochemischer Art, anzuführen sind.

Die typische Magenhauptdrüse im Magen von *Mus musculus* L. (Abb. 1) besteht aus einem mehr oder weniger stark gewundenen Drüsenschlauch, der sich an das hochprismatische mukoide Epithel der Oberfläche und der Magengrübchen anschließt und in einer auch bei vielen anderen Tieren zu beobachtenden typischen Reihenfolge Belegzellen, Nebenzellen und Hauptzellen aufweist. Die Epithelzellen der Oberfläche und der Foveolae gastricae (Abb. 1 a, b) sezernieren einen vorwiegend aus neutralen (PAS-positiven) Mukopolysacchariden bestehenden Schleim, dem eine relativ kleine Komponente HALE-positiver (saurer) Mukopolysaccharide beigemischt ist. Auch die mukoiden Nebenzellen (Abb. 1 c) der typischen Hauptdrüsen produzieren ein gemischtes Sekret, welches ebenfalls vorwiegend neutral reagiert und nur einen geringen Anteil von sauren Zuckern aufweist. Im Gegensatz zu den Zellen der Magenoberfläche ist bei ihnen aber auch die PAS-Reaktion nur gering, so daß sie nach PAS nur schwach rosa aussehen. Die zahlreichen Belegzellen, in denen sich nach der PAS-Reaktion die intrazellulären Sekretgänge deutlich rot hervorheben, bilden drei Schichten (Abb. 1, d_1, d_2, d_3): 1. eine zwischen den unteren Enden der Foveolae gastricae und den mukoiden Nebenzellen gelegene Zone, 2. eine Belegzellschicht, in der die Belegzellen zwischen den Nebenzellen in das Drüsenlumen ausmünden und 3. eine Belegzellschicht, welche unterhalb der Nebenzellschicht liegt und bis hinab zur Hauptzellschicht (Abb. 1 e) reicht.

Bei der typischen Cardiadrüse (Abb. 2) sind zwar die Epithelzellen der Magenoberfläche und der Magengrübchen ebenso gebaut wie in den Hauptdrüsen. Viel einfacher als bei den Hauptdrüsen ist jedoch — schon aus der

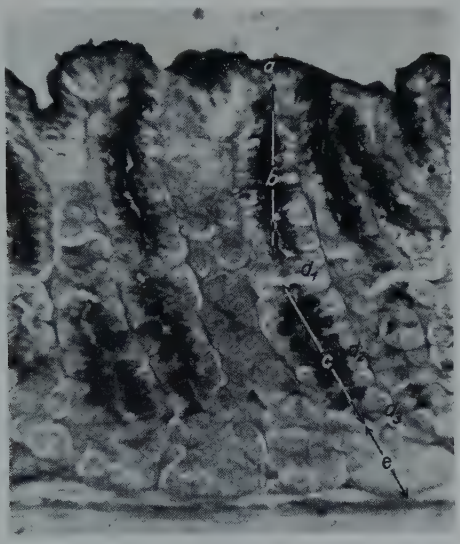


Abb. 1. Hauptdrüsenzone von *Mus musculus* L. (Haile-PAS-Reakton). Vergr. 170×. *a* = Oberflächenepithel, *b* = Zone der Foveolae gastricae, *c* = Nebenzellschicht, d_1, d_2, d_3 = Belegzellschicht I, II, III, *e* = Hauptzellschicht

Abb. 2. Längsschnitt durch die Grenzfaltenregion von *Mus musculus* L. (Haile-PAS-Reaktion). Vergr. 170×. *a* = Zone der Oberflächen- und Magengrübchen-Epithelzellen, *b* = Zone der Nebenzellen

Definition heraus — der Bau des eigentlichen Drüsenkörpers. Er ist bei den grenzfaltennahen Drüsenschläuchen kurz und enthält ausschließlich Schleim

sezernierende Zellen. Diese sondern im Gegensatz zu den typischen mukoiden Nebenzellen der Hauptdrüsen — von denen BENSLEY die Cardiadrüsen abzuleiten versucht — vorwiegend sauren Schleim ab, so daß vom histochemischen Gesichtspunkt zunächst keine nähere Verwandtschaft zwischen den Cardiadrüsen und den Nebenzellen der Hauptdrüsen anzunehmen ist. An Längsschnitten durch die Grenzfalte und den anschließenden Hauptdrüsenbereich (Abb. 3) ist an HALE-Präparaten jedoch leicht zu erkennen, daß die „Cardiadrüsen" sowohl strukturell als auch chemisch lückenlos durch Übergangsformen mit den Hauptdrüsen verbunden sind. Es ist in diesem Zusammenhang hervorzuheben, daß beleg- und hauptzellenfreie Drüsenschläuche nur in sehr wenigen Reihen hintereinander stehen; in der Regel findet sich nur eine einzige Reihe von „Cardiadrüsen". Von einer ausgeprägten „Cardiadrüsen"-Region kann deshalb in diesem Falle nicht die Rede sein. Der Übergang von der Haupt- zur „Cardiadrüse" vollzieht sich einmal dadurch, daß Haupt- und Belegzellen mit Annäherung an die Grenzfalte succesive aus dem histologischen Bild der Hauptdrüsen ausscheiden, zum anderen verändert sich aber auch die chemische Zusammensetzung des von den

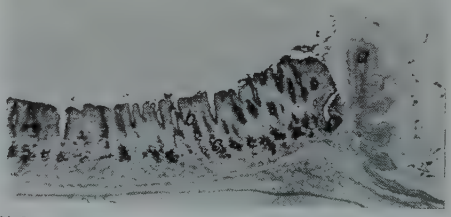


Abb. 3. Zone der cardialen Drüsen von *Mus musculus* L. (HALE-PAS-Reaktion). Vergr. 38×. *a* = Grenzfalte, *b* = Zone der Foveolae gastricae, *c* = Hale-positive Nebenzellschicht

mukoiden Nebenzellen abgesonderten Sekretes in dem Sinne, daß — wiederum ausgehend vom Zentrum der Hauptdrüsenregion — der saure Schleimanteil in Richtung auf die Grenzfalte stark zunimmt bei gleichzeitiger Abnahme der PAS-positiven Komponenten. Durch den Fortfall von Zellelementen in den Drüsenschläuchen treten neben den strukturellen Vereinfachungen auch Proportionsverschiebungen innerhalb der Drüsenschläuche auf, die kurz umrissen werden sollen. Während sich die Nebenzellschicht im Zentrum der Hauptdrüsen (große Kurvatur, wenige mm hinter der Grenzfalte) in etwa ⅓ bis ½ Höhe der Drüsenschläuche befindet (Abb. 3 c), sinkt sie mit Annäherung an die Grenzfalte (Abb. 3 a) nach basal ab. Diese Verlagerung wird einmal dadurch bedingt, daß die Dicke der Belegzellschicht d_3 abnimmt, wodurch sich die Nebenzellen den Hauptzellen nähern und im Extrem mit ihnen gemeinsam das Drüsenendstück bilden. Noch weiter zur Grenzfalte hin scheiden schließlich auch die Hauptzellen vollkommen aus (Abb. 4) bei einer gleichzeitig weiter fortschreitenden Reduktion der Dicke der Belegzellschicht d_1 und schließlich gänzlichem Verlust der zwischen den Nebenzellen einmündenden Belegzellen. Es finden sich demzufolge in der Nähe der Grenzfalte nur Drüsen-

schläuche, die ganz vorwiegend aus den mukoiden Zellen des Oberflächen- und Magengrübchenepithels und den ebenfalls mukoiden Nebenzellen bestehen (Abb. 2). Diese Drüsen wurden bisher auf Grund ihrer von den Hauptdrüsen verschiedenen Aufbaues von diesen begrifflich getrennt und als „Car-

Abb. 4. Schnitt durch eine in ihrem basalen Teil reduzierten Hauptdrüse. (Hale-PAS). Vergr. 170×. a = Oberflächenepithel, b = Foveolae gastricae, c = Nebenzellschicht, d_1 und d_2 = Belegzellschichten I und II, e = reduzierte Hauptzellschicht

diadrüsen" bezeichnet. Ebenso wie diese schon von Bensley beobachteten gestaltlichen Übergangsformen erkennen lassen, daß die Cardiadrüsen der Maus keine Bildungen *sui generis* sind, sondern lediglich vereinfachte Hauptdrüsen darstellen, so zeigen auch die histochemischen Befunde (insbesondere bei der Mukopolysaccharidanalyse) alle Übergänge zwischen den „Cardiadrüsen" und den Hauptdrüsen. Die Mukopolysaccharidanalyse zeigt, daß der distale Teil der Cardiadrüsen aus mukoiden Oberflächen- und Magengrübchenepithelzellen besteht, welche vollkommen gleichartig auch in der Hauptdrüsenzone vorkommen. Der proximale Teil der Drüsenschläuche besteht zwar ebenfalls aus mukoiden Drüsenendstücken, diese lassen sich aber ableiten von den mukoiden Nebenzellen der Hauptdrüsen. Diese Befunde sprechen gegen eine begriffliche Trennung der Cardiadrüsen von den Hauptdrüsen bei der Maus. Der Begriff „cardiale Drüsen" wäre in diesem Falle anzuwenden, da dieser Terminus lediglich die topographischen Gegebenheiten umreißt ohne die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Drüsen untereinander näher kennzeichnen zu wollen.

Es ist nunmehr die Frage zu klären, ob auch noch andere histochemische Befunde die Ähnlichkeit bzw. Gleichheit der cardialen Drüsenzellen und der Nebenzellen der Hauptdrüsenregion erweisen. Zu diesem Zwecke soll die Verteilung von 6 Enzymen vergleichend beschrieben werden.

Succinodehydrase (Methode: GOEBEL und PUCHLER; Kontrolle: Thioessigsäure, Erhitzen des Schnittes) — Abbildungen 5 und 6.

Eine deutliche Konzentration dieses Enzyms ist in den Belegzellen der Hauptdrüsenregion zu konstatieren (Abb. 6). Die Aktivität ist aber nicht in allen Gebieten der Hauptdrüsenregion gleich stark, sondern es ist in der Regel eine Aktivitätstabnahme in den Belegzellen von der großen Kurvatur ausgehend bis zur kleinen Kurvatur zu erkennen. Außerdem ist auch eine

Abb. 5. Grenzfaltenregion bei *Mus musculus* L. Succinodehydrase. Starke Aktivität in den Belegzellen, mäßig starker Ausfall in den cardialen Drüsen. Kryostatschnitt 40 µ, unfix. Vergr. 57×

Aktivitätsabnahme in Richtung auf die Grenzfalte zu konstatieren, so daß die in der Nähe der „Cardiadrüsenzone" befindlichen Belegzellen fast stets eine sehr viel geringere Aktivität aufweisen als die im Zentrum der Hauptdrüsenregion gelegenen Belegzellen (Abb. 5). In den typischen Hauptdrüsen mit hohem Succinodehydrasegehalt ist außerdem fast stets eine charakteristische Aktivitätsabnahme von apikal nach basal zu beobachten, durch die ein recht scharfer Aktivitätsbruch in etwa ½ Höhe der Belegzellschicht hervorgerufen wird (Abb. 6). In der Nähe der Cardiadrüsenzone sinkt — wie schon beschrieben — die Belegzellschicht nach basal ab, bedingt durch die Reduktion der Hauptzellschicht und der Belegzellschicht d_3 (Abb. 5). Succinodehydraseaktivitäten, welche in ihrer Stärke mit den in Belegzellen herrschenden vergleichbar sind, gibt es in den Haupt- und Oberflächenepithelzellen der Hauptdrüsen nicht, desgleichen sind in den cardialen Drüsen niemals so hohe Zellaktivitäten zu beobachten wie in den Hauptdrüsen. Charakteristisch ist in diesen Drüsen jedoch ein Aktivitätsanstieg in der basalen Partie des Drüsenschlauches, so daß hier verschiedentlich Reaktionsausfälle zu beobachten sind, die fast ebenso stark sind wie in den Cardiadrüsen der Hausschweine.

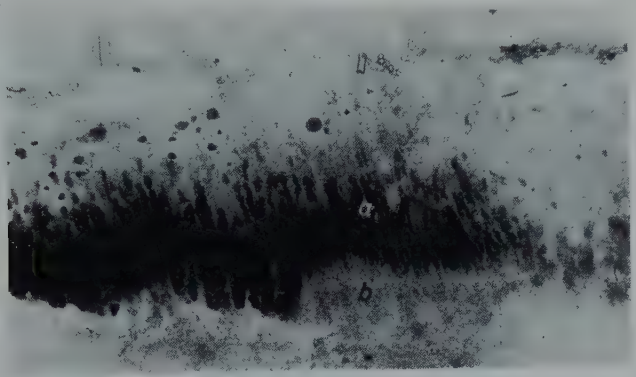


Abb. 6. Hauptdrüsenzone bei *Mus musculus* L. Succinodehydrase. Starke Aktivität in den oberen Belegzellen, weiter basalwärts fast inaktive Belegzellen. Kryostatschnitt 40 µ, unfix. *a* = obere, hochaktive Belegzellschicht, *b* = fast inaktive untere Belegzellschicht

Cytochromoxydase (Methode: GRÄFF; Kontrolle: Natriumazidblockade, KCN-Behandlung, Erhitzen der Schnitte).

Der Reaktionsausfall ist in allen Fällen isotopisch mit dem der Succinodehydrase, desgleichen bleiben auch die relativen Reaktionsstärken der einzelnen Drüsenelemente untereinander gewahrt. Es darf deshalb auf die Succinodehydrase verwiesen werden.

Saure Phosphatase (Methode: GOMORI 1951) — Abbildung 7 und 8.

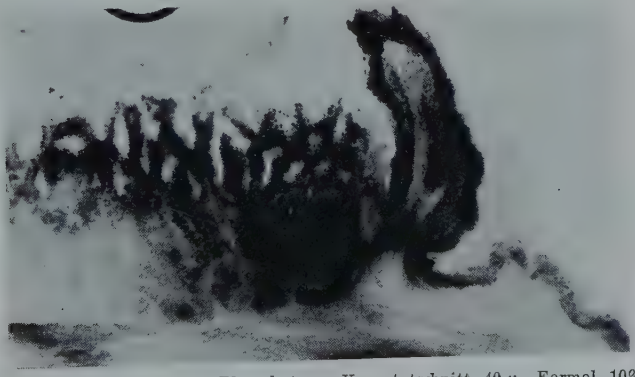


Abb. 7. Grenzfaltenregion. Saure Phosphatase. Kryostatschnitt 40 µ. Formol 10%, 15 Min.

Saure Phosphatasen kommen in der Hauptdrüsenregion vorwiegend in der Zone der Foveolae gastricae vor; das eigentliche Oberflächenepithel und die basalwärts an die Magengrübchen anschließenden Teile der Drüsenschläuche weisen dagegen nur einen geringen Reaktionsausfall auf (ein hoher Gehalt an sauren Phosphatasen findet sich aber nicht nur in der drüsigen Region des Magens, sondern auch in den Epithelzellen der Grenzfalte selbst). Dem Fortfall der basalen Partien der Hauptdrüsen in der Nähe der cardialen Drüsen entsprechend dehnt sich hier das Phosphatasevorkommen bis in die

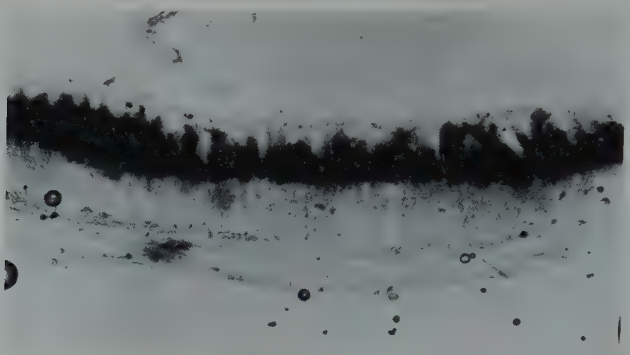


Abb. 8. Hauptdrüsenregion. Saure Phosphatase. Kryostatschnitt 40 µ. Formol 4%, 15 Min.

untersten Teile dieser Drüsen aus. Während in den Nebenzellen der Hauptdrüsen nur eine geringe Aktivität zu beobachten ist, kann im Gegensatz zu diesen in den ihnen entsprechenden cardialen Drüsenzellen eine sehr viel höhere Aktivität beobachtet werden. Hier ist also ein quantitativer Unterschied zwischen den Nebenzellen und den cardialen Drüsenzellen gegeben.

Alkalische Phosphatasen (Methode: GOMORI). — Abbildungen 9 und 10.

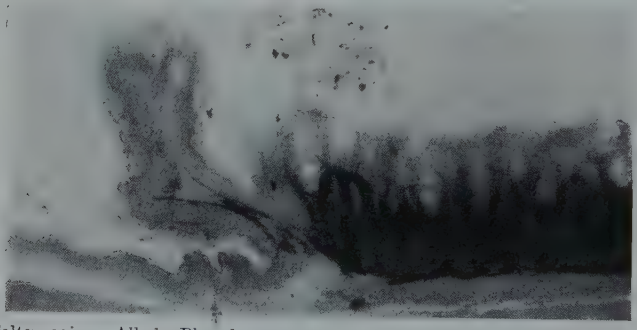


Abb. 9. Grenzfaltenregion. Alkal. Phosphatase. Starke Aktivität in den Kapillaren, mäßig starke Reaktion in den übrigen Gewebsbestandteilen

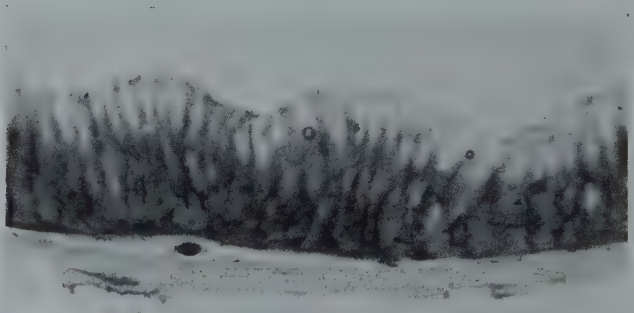


Abb. 10. Hauptdrüsenregion. Alkalische Phosphatase. Starke Aktivität in den Kapillaren, mäßig starker Reaktionsausfall in den übrigen Gewebsbestandteilen. Kryostatschnitt 40 µ, unfix.

Vorwiegend in den Gefäßkapillaren, schwache Reaktion in den Belegzellen und übrigen Gewebsbestandteilen.

α-Naphthylazetat-Esterase-Aktivität (Methode: SELIGMAN u. Mitarb.). — Abbildungen 11 und 12. Dieses Enzym kommt im Oberflächen- und Magengrübchenepithel sowohl der Hauptdrüsen als auch der cardialen und der Pylorusdrüsen vor. Die Foveolae fallen in ihrem Enzymgehalt zwar etwas

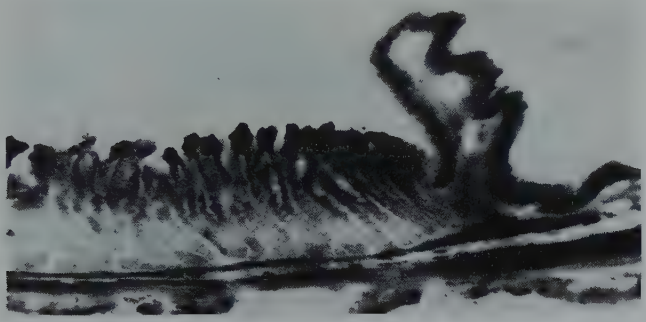


Abb. 11. Grenzfaltenregion. Esterase-Vorkommen. Substrat: α = Naphthylacetat. Kryostatschnitt 40 µ, unfix.

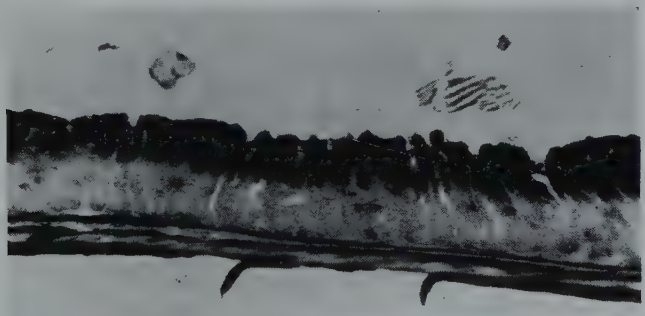


Abb. 12. Hauptdrüsenregion. Esterase-Vorkommen. Substrat: α = Naphthylacetat. Kryostatschnitt 40 µ, unfix.

gegenüber den Oberflächenepithelzellen ab, sind aber immer noch hoch aktiv. Die unteren Abschnitte der Hauptdrüsenschläuche weisen dagegen nur eine geringe Aktivität auf, desgleichen die der cardialen Drüsen. In der Regel erreicht in diesen der Esterasegehalt nur einen Bruchteil der in den Foveolae gastricae vorhandenen Menge. Nach RICHTERICH (1958), der für die Bestimmung der Esterase-Aktivität die Tween-Methode anwendete, kommt für die Magenesterase-Sekretion vorwiegend die Cardiadrüsenregion des Mäusemagens in Frage, da er mit der von ihm angewendeten Methode keinen Reaktionsausfall in der Hauptdrüsenregion erzielen konnte. Die von mir angewendete α-Naphthylacetat-Methode zeigt jedoch, daß auch in der Hauptdrüsenregion Esterasen (Magenlipase?) vorkommen und daß die Ausdehnung der dieses Ferment enthaltenden Epithelschicht sehr viel größer ist als von RICHTERICH angenommen wird.

Leucinaminopeptidase (Methode: SELIGMAN u. Mitarb.). — Abbildungen 13 und 14. Dieses nach SELIGMAN in der Magenregion der Maus vorwiegend in der basalen Partie der Hauptdrüsenschläuche vorkommende Enzym kann außer an dieser schon beschriebenen Stelle in mäßiger Menge auch in der

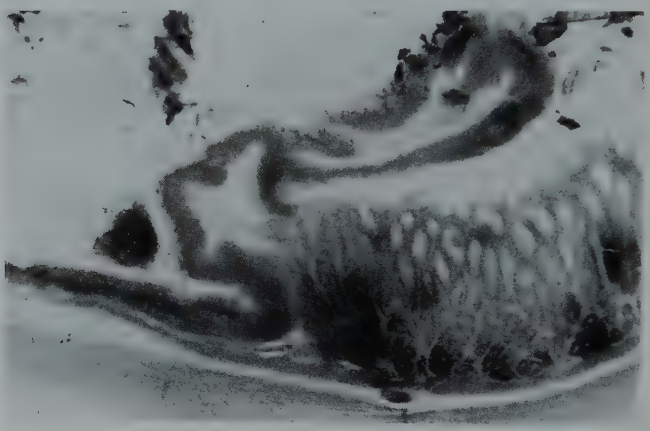


Abb. 13. Grenzfaltenregion. Leucinaminopeptidase. Sehr starke Aktivität in den basalen Partien der Hauptdrüsen sowie mittelstarker Reaktionsausfall in den Endstücken der cardialen Drüsenschläuche. Kryostatschnitt 40 µ, unfix.

Zone der Foveolae gastricae beobachtet werden: die Nebenzellen der Hauptdrüsen weisen jedoch keinen Reaktionsausfall auf im Gegensatz zu den cardialen Drüsen, welche z. T. in ihrer basalen Partie einen zwar geringen aber dennoch deutlichen Reaktionsausfall erkennen lassen, so daß bei diesem Ferment ein qualitativer Unterschied zwischen den Cardiadrüsen und den Nebenzellen der Hauptdrüsen zu bestehen scheint.

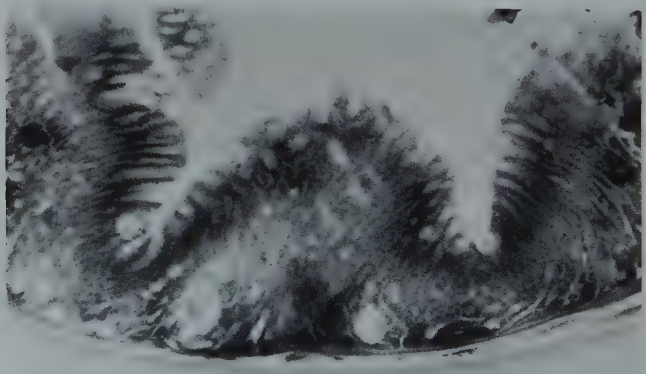


Abb. 14. Hauptdrüsenzone. Leucinaminopeptidase. Sehr starke Aktivität in den basalen Partien der Hauptdrüsen sowie starker Reaktionsausfall in der Zone der Magengrübchen. Kryostatschnitt 40 µ, unfix.

Zusammenfassung

Es wurden histochemisch die in der Nähe der Grenzfalte im Magen von *Mus musculus* L. gelegenen und früher als Cardiadrüsen bezeichnete Drüsen untersucht und sowohl nach strukturellen als auch nach histochemischen Gesichtspunkten mit den Hauptdrüsen verglichen. Dieser Vergleich zeigt, daß die grenzfaltennahen Drüsen lediglich aus weniger stark differenzierten Hauptdrüsen bestehen, die lückenlos durch Übergangsformen mit den Magenhauptdrüsen verbunden sind. Der Übergang vollzieht sich einmal durch den Verlust von bestimmten Zellen (Haupt- und Belegzellen) bei gleichzeitiger Verlagerung der Nebenzellschicht der Hauptdrüsen zur Basis der Drüsenschläuche, zum anderen durch eine kontinuierliche Veränderung der Drüsensekrete, vor allem der Mukopolysaccharide. Teste auf verschiedene Enzyme erwiesen eine unbedeutende Sonderstellung der cardialen Drüsen gegenüber den Nebenzellen, indem in ihnen Leucinaminopeptidase gebildet wird, die nicht in den Nebenzellen vorkommt. Magenesterasen, als deren bevorzugter Bildungsort bisher die cardialen Drüsen angesehen wurden, werden auch von den Oberflächenepithel- und Magengrübchenzellen der Haupt- und Pylorusdrüsen gebildet. In den Pylorusdrüsen ist eine sehr hohe Esterase-Aktivität auch in den basalen Partien der Drüsenschläuche zu beobachten. Die gestaltlichen und histochemischen Befunde lassen es als tunlich erscheinen, die grenzfaltennahen einfachen Drüsen im Magen von *Mus musculus* L. nicht mehr als Cardiadrüsen zu bezeichnen, sondern mit dem neutralen Terminus „cardiale Drüsen" zu belegen.

Schrifttum

Bensley, R. R.: The histology and physiology of the gastric glands. Proc. Canad. Inst. Toronto **1** (1896) 11—16.

— The structure of the mammalian gastric glands. Quart. J. microsc. Sci. Lond. N. s, **41** (1898) 361—398.

— The cardiac glands of mammals. Amer. J. Anat. **2** (1902) 105—156.

— On the histology of the glands of Brunner. Amer. J. Anat. **2** (1902 b) 2—3.

— Concerning the glands of Brunner. Anat. Anz. **23** (1903 a) 497—507.

— The structure of the glands of Brunner. Univ. Chicago, Decennial publ. **10** (1903 b) 279—326.

— The cardian glands of the mammalian stomach. Anat. Rec. **4** (1910) 375—390.

— Special Cytology; edited by E. V. Cowdry. Vol. 1 (1928) pp. 136—167. New York: Hocber.

Biedermann, W.: Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie Bd. **2** (1911) 1. Hälfte, 1563 S., Jena, Gustav Fischer.

Bourne, G. H.: The distribution of alkaline phosphatase in various tissues. Quart. J. exp. Physiol. **32** (1943) 1—11.

Burstone, M. S.: Histochemical comparison of chromogenic substrates for aminopeptidase. J. Histochem. Cytochem. **4** (1956) 421—422.

— and J. E. Folk: Histochemical demonstration of aminopeptidase. J. Histochem. Cytochem. **4** (1956) 217—226.

Edelmann, B.: Vergleichend-anatomische und physiologische Untersuchungen über eine besondere Region des Magens. Dtsch. Zeitschr. f. Tiermed. und vergl. Pathol. **15** (1889) 165—214.

Fröhlich, A.: Untersuchungen über die Übergangszonen und einige Eigentümlichkeiten des feineren Baues der Magenschleimhaut der Haussäugetiere. Diss. vet. med., 136 S., Leipzig 1907.

Glick, D.: Beiträge zur enzymatischen Histochemie XII. Über die Verteilung der Esterase in der Schleimhaut von Magen und Duodenum des Schweines. Hoppe-Seylers Z. **226** (1934) 184—191.

Holter, H., und K. Lindstrøm-Lang: Beiträge zur enzymatischen Histochemie IX. Die Verteilung des Pepsins in der Schleimhaut des Schweinemagens. Hoppe-Seylers Z. **226** (1934) 149—172.

Langley, J. N.: On the histology and physiology of pepsin-forming glands. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. **172** (1881) 663—711.

— and B. S. Sewall: On the changes in pepsin-forming glands during secretion. J. of Physiol. **2** (1879) 281—301.

Linderstrøm-Lang, K., und H. Holter: Beiträge zur enzymatischen Histochemie X. Über die Verteilung von Säure in der Schleimhaut des Schweinemagens. Hoppe-Seylers Z. **226** (1934) 173—176.

— — Beiträge zur enzymatischen Histochemie XI. Über die Verteilung der Peptidase in der Schleimhaut von Magen und Duodenum des Schweines. Hoppe-Seylers Z. **226** (1934) 177—185.

— — Verteilung einiger Enzyme in den Schleimhautschichten des Magen-Darmkanals einiger Vertebraten. C. r. Trav. Labor. Carlsberg, Sér. Chim. **23** (1940) 135—148.

— und Søeborg A. Ohlsen: Beiträge zur enzymatischen Histochemie XIII. Die Enzymverteilung im Schweinemagen als Funktion seines histologischen Aufbaues. Hoppe-Seylers Z. **227** (1934) 1—50.

— — Studies on enzymatic histochemistry XX. Distribution of Urease in dogs' stomach. Enzymologia (Haag), **1** (1936) 92—95.

Lison, L.: Recherches histochimiques sur la secretion Chlorhydr de l'Estomac. Z. f. Zellforsch u. mikroskop. Anatomie **25** (1937) 143—159.

— Histochimie et Cytochimie Animales. Villars et Gauthiers, Paris 1960.

Luppa, H.-W.: Ein Beitrag zur Kenntnis des Vorderarmes der Bisamratte (Ondatra zibethica L.) und einiger murider Nager (Microtus arvalis Pall.) usw. Wiss. Z. Martin-Luther-Univers. Halle-Wittenberg, Math.-Nat. Klasse **7** (1958) 249—266.

Martin, B. F.: „Lipase" in gland ducts epithelium and in mucus-secreting cells. Nature. **172** (1953) 1048—1049.

Mayer, M. V., and S. Bernick: Comparative histological studies on the stomach, small interstine, and colon of warm and active and hibernating archic ground squirrels. Spermophilus undulatus. Anat. Rec. **130** (1958) 747—757.

Mayersbach, H.: Untersuchungen über die Cardiazone des menschlichen Magens. Z. Zellforsch. **40** (1954) 425—538.

— Neues zur Kenntnis der Cardiadrüsen beim Menschen. Verh. d. Anat. Ges. (Mainz 1953) (1954) 347.

— Über das Vorkommen heterotoper albuminöser Drüsen in der Cardia eines 28jährigen Mannes. Anat. Anz. **99** (1952/53) 342—351.

Murray, M. M., D. T. Crawford and A. M. Seligman: The Histochemical Demonstration of Leucine Aminopeptidae. Z. Histochem. Cytochem. **5** (1957) 264—278.

Pernkopf, E.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Vertebratenmagens. Z. Anat. **91** (1929) 329—390.

— und J. Lehner: Der Vorderdarm der Wirbeltiere. Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere Bd. **3**, 214 S., Wien 1931.

Plenk, H.: Der Magen. Handb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen. Bd. **V**/2 (1931) 1—234.

Richtisch, R.: Über die Lokalisation einiger Esterasen in verschiedenen Organen der Albonomaus. Acta Anat. **14** (1952) 342—352.

Søeborg Ohlsen, A.: Contribution to the histochemistry of the stomach. C. r. Trans. Labor. Carlsberg, Sér. Chim. **23** (1941) 329—478.
Tamote, H., and Y. Kondo: An Improved Staining of the Three Fundic Gland Cells of Mammalian Stomach. Stain Technology **36** (1961) 4.
Töpfer, K.: Die Morphologie des Magens der Rodentia. Morph. Jb. **17** (1891) 380—407.
Trautmann, A.: Sind die Kardiadrüsen in der Kardiadrüsenzone des Magens von Sus scrofa Drüsen sui generis? Anat. Anz. **60** (1926) 369—380.
Velitchko, M. A.: On certain pecularities in the structure of the oesophagus and stomach in wild rodents. Arch. Anat. **20**, 363—376.
Vollrath, L.: Über Entstehung und Funktion der Belegzellen der Magendrüsen. Z. Zellforsch. **50** (1959) 36—60.
Vonk, H.: Das Pepsin der Vertebraten. Z. f. vergl. Physiol. **9**, 685.
Wallbach, G.: Über die durch verschiedene Ernährungsverhältnisse bedingten Veränderungen der Abschnitte des Verdauungstraktes. Z. Zellforsch. **16** (1932) 1—25.
Weber, J.: The basophilie substance of the gastric chief cells and its relation to the process of secretion. Acta Anat. (Basel) **33** (1958) 19—79.
Wolff, H.: Entwicklungsgeschichtliche histochemische und experimentelle Untersuchungen an den Brunnerschen Drüsen des Kaninchens. Z. Zellforsch. **53** (1961) 829—856.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster (Westf.)
(Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. B. Rensch)

Unterscheidungsfähigkeit eines Turmfalken für gesprochene Wörter

Von
Jürgen Reinert[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 15. März 1962)

Einleitung

„Über die geistigen Fähigkeiten der von uns großgezogenen Raubvögel lautet unser Urteil nicht sehr günstig. Sie lernen die trennende Eigenschaft einer Fensterscheibe nur sehr schwer oder gar nicht, toben beim Anblick harmloser neuer Dinge meist wie unsinnig und versuchen es auch nicht, wie es zum Beispiel die Raben tun, sich von der Beschaffenheit solcher Gegenstände zu überzeugen." Die meisten Singvögel sollen „an Lernfähigkeit weit über den gefiederten Räubern stehen". Diesem von O. und M. Heinroth (1924/28) geäußerten Urteil widerspricht H. Schiemenz (1958) auf Grund seiner Beobachtungen an zahmen Turmfalken. T. Mebs schließt 1959 aus der Jagdweise des Feldeggfalken auf ein hohes Lernvermögen. Auch ist schon seit alters her aus der Falknerei bekannt, daß Beizvögel, also vornehmlich Falken, Habichte und Sperber, mancherlei Assoziationen mit akustischen Signalen bilden können, die ursprünglich keine biologische Bedeutung — etwa als Auslöser — für sie haben: Die pseudoaristotelische Schrift „*περὶ θαυμασίων ἀκουσμάτων*" (wahrscheinlich später als 138 n. Chr.) berichtet von Jagden der Einwohner Thraziens (der heutigen Türkei) mit Raubvögeln, die ihnen auf Zuruf gehorchten (nach J. Beckmann 1784). Marco Polo beobachtete auf seinen Asien-

[1] Dr. Jürgen Reinert, Münster/Westf., Zoologisches Institut, Badestr. 9.

reisen (1271—1295), daß die Falkner der Nachfolger Dschingis-Chans ihre Vögel durch Pfiffe zurückriefen (nach v. Hammer-Purgstall 1840). Friedrich II. von Hohenstaufen (1194—1250) verlangt in seinem Falknerbuch „De arte venandi cum avibus", der Falkner müsse eine kräftige Stimme haben, „damit auch ein weit entfernter Falke seinen Ruf höre". Taymur Mirza beschreibt im „Baz-Nama-Yi-Nasiri", wie man schon vor etwa 700 Jahren in Persien die Jagdfalken auf einen Namen zu hören lehrte (nach R. Waller 1937).

Während der Jagd lassen sich die in der Luft „anwartenden" Beizvögel durch akustische Zeichen heranrufen, zum Wenden bringen, auf Beute hinweisen und zur Rückkehr auf die Faust des Falkners („Beireiten") veranlassen. Das Beireiten geschieht auf Zuruf in Indien, Arabien, Turkestan (H. H. Vögele 1931) und Europa (Waller), in Japan nach Klopfen auf den Deckel der Fleischdose des Falkners (Vögele), in Persien auf mit einer kleinen Trommel gegebene Zeichen (Chardin 1735). Eine solche erwähnt bereits Friedrich II. Die Vögel kehren oft aus Entfernungen außerhalb der Sichtweite zurück. Häufig schwenkt man ein Federspiel als Blickfang, während man das akustische Zeichen gibt. Habichte und Sperber müssen jedoch heutzutage ohne jede visuelle Hilfe ausschließlich auf Ruf oder Pfiff beireiten. (Diese Vögel läßt man nur von der Faust, nicht vom Anwarten in der Luft aus jagen, Waller.) Erregte Beizvögel beruhigen sich bei Zuspruch, z. B. wenn der Falkner aufs Pferd steigt (Friedrich II.). Ferner gibt sich der Falkner seinem Vogel durch Rufe oder Pfiffe zu erkennen, wenn er sich ihm in unübersichtlichem Gelände (Waller) oder im Dunkeln (Taymur Mirza) nähert. Wildfänge macht man im Dunkeln zunächst mit der Stimme des Falkners vertraut (Waller). Ein Turmfalke von Schiemenz hatte bei Fliegeralarm einen Bombeneinschlag im Nachbarhaus erlebt und wurde „noch Wochen danach" bei Sirenengeheul unruhig.

Die zitierten Angaben deuten auf eine gute Hörfähigkeit der Raubvögel und ein bemerkenswertes auditives Lernvermögen. Da das letztere bisher noch nicht exakt untersucht worden ist, prüfte ich durch Differenzdressur, ob ein Turmfalke gesprochene Wörter, also Signale ohne ursprüngliche biologische Bedeutung für das Tier, ohne visuelle Hilfe zu unterscheiden lernte und ob er mehrere gleichzeitig im Gedächtnis behielt.

Versuchstier und Methode

Versuchstier war ein bei Dressurbeginn etwa 16 Monate alter männlicher Turmfalke.

Vom Nestlingsalter ab war er zusammen mit einem Nestbruder in unserem Institut aufgezogen worden und dadurch an Menschen gewöhnt. Er lebte in meinem Zimmer in einem 80 cm hohen Käfig mit 70×150 cm Bodenfläche. Ich pflegte ihn nach Angaben von Waller. Hauptnahrung war Pferdefleisch, für die erforderliche Gewöllebildung gab es jede Woche etwa 2 Mäuse, manchmal auch Heuschrecken. Der Falke ließ sich auf der ungeschützten Hand aus dem Käfig nehmen. Täglich durfte er mehrere Stunden frei im Zimmer fliegen, wobei er furchtlos seine Umgebung untersuchte: Zum Beispiel kroch er in Schrankfächer und Schreibtischladen, in den Papierkorb oder hinter die Bücher im Bücherregal. Dort versteckte er auch gern Fleisch (über das Beute-Verstecken von Raubvögeln vgl. T. Mebs 1956 und 1958). Gegen die Fensterscheiben flog er fast nur, wenn er durch plötzlich dicht neben ihm eintretende Besucher heftig erschreckt wurde. Ungewohnte Gegenstände beunruhigten den Vogel keineswegs. Seinen anfangs im gleichen Zimmer lebenden Nestbruder besiegte er meist in häufigen, unblutigen Kämpfen. In den Käfig ließ er sich von mir auf einem Stabe zurücktragen oder flog auch manchmal selbständig nach Vorzeigen des Stabes oder auf meinen Ruf hinein.

Weil der Turmfalke seine Beute am Boden greift, schien er mir besser für Dressuren mit einer Futterapparatur geeignet als etwa Wander- und Baumfalke, die im Fluge jagen. Da er als Bodenjäger einen langsamen Flug hat (F. ENGELMANN 1928), fliegt er auch im Zimmer gewandt, ohne vor die Wände zu prallen wie der zu schnelle Baumfalke (O. und M. HEINROTH 1924/28). Kleine Beutestücke frißt der Turmfalke gern gleich am Boden, nur mit größeren sucht er eine bequeme Stelle auf (FRIDERICH 1923). Bei der Jagd kehrt er häufig wieder zu einer bestimmten Warte zurück (J. G. WOOD 1867). Diesem Verhalten entsprechend lernte mein Versuchstier, nach Futtersignalen von einer Warte zu einer Futterapparatur zu fliegen, dort ein Fleischstückchen von etwa $^1/_2$ g zu fressen und gleich wieder zur Warte zurückzufliegen. Nach Gegensignalen blieb es dort sitzen.

Für die Versuche wurde der Falke mit seinem Käfig in ein 4,16×4,16 m großes, 2,7 m hohes Speziallabor gefahren, das Wandverkleidungen, Doppelfenster und eine 11 cm dicke, isolierte Tür weitgehend gegen Außenschall schützen, und dort freigelassen. Die Türöffnung zu einem gleichfalls schallgeschützten Nebenraum war mit einem 215×107 cm großen Schirm aus Hartfaserplatte verschlossen (s. Abb. 1). Dahinter saß ich mit dem Tonbandgerät zur Signalerzeugung und beobachtete durch ein in 108 cm Höhe ge-

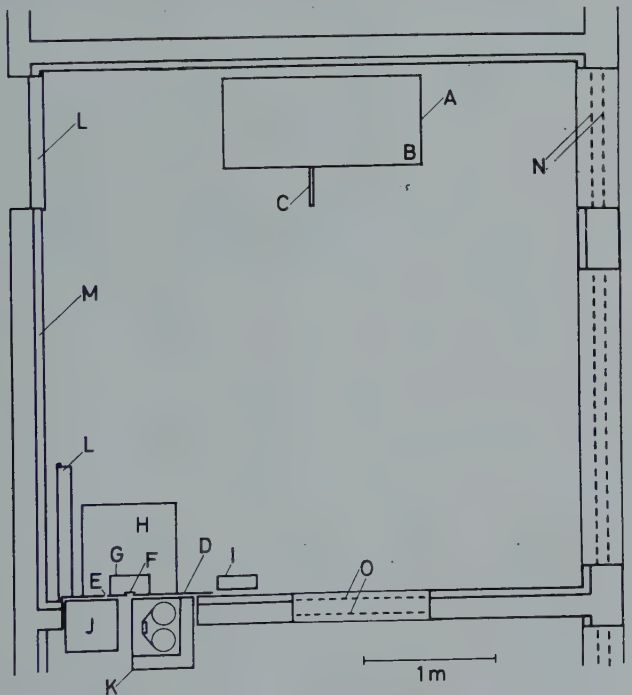


Abb. 1. Versuchsanordnung. A Käfig, B Warte auf dem Käfig (Höhe 155 cm), C Warte auf der Käfigtür (Höhe 115 cm), D Beobachtungsschirm, E Beobachtungsloch, ⌀ 1 cm, F Futteröffnung, ⌀ 3,5 cm, G Futterbrett, H Landeteppich, I Lautsprecher, J Stuhl des Versuchsleiters, K Tisch mit Tonbandgerät, L 11 cm dicke Türen, M Schallschutz-Verkleidung, N Doppelfenster (Vorhänge geschlossen), O hier unbenutztes Beobachtungsfenster mit Spiegelscheibe zum Versuchstier

bohrtes 1-cm-Loch. Vor dem Schirm lag ein Teppichstück von 70×70 cm, auf dem der Falke ohne auszugleiten landen konnte. Auf eine daraufliegende, 15×30 cm große weiße Holzplatte wurde das Fleisch aus 82 cm Höhe mit einer Pinzette durch ein 3,5-cm-Loch mit federnder Verschlußklappe geworfen. Neben dem Teppich auf dem Boden stand der Lautsprecher, aus dem die Signale erklangen. Der Falke wartete meist oben auf seinem Käfig (Höhe 155 cm, Flugstrecke zur Landefläche 4 m), manchmal auch auf dessen offener Tür (Höhe 115 cm, Flugstrecke 3,45 m). Fast immer entschied er sich unmittelbar nach einem Signal für Abflug oder Sitzenbleiben. Erst wenn er sich nach einem Futtersignal im Fluge befand, warf ich ihm sein Fleischstückchen durch die Futteröffnung. Das Tonband stoppte ich mit einem Fußschalter ebenfalls erst jeweils nach der Entscheidung. Vorher bewegte ich mich überhaupt möglichst nicht, um akustische Beeinflussungen zu vermeiden.[2]

Bei den ersten 2 Aufgaben landete der Falke erst auf dem Teppich und flatterte dann oft dem Fleisch zur Futteröffnung entgegen. Später flog er meist direkt zur Futteröffnung (s. Abb. 2), rüttelte dort manchmal kurz und landete dann mit dem Fleisch. Beides galt als richtig. Bei zu großem Hunger flog der Vogel nach Futter- und Gegensignalen an, bei zu geringem lockten ihn auch die Futtersignale nicht. Beizvögel arbeiten ebenfalls nur in bestimmter „Kondition" (Waller). Während der Mauser müssen die Tiere reichlich gefüttert werden und sind dann für Jagd und Dressur ungeeignet. Als Augentier ließ sich der Turmfalke sehr leicht visuell ablenken. Wenn er z. B. mit dem für viele Raubvögel und Eulen typischen Kopfwiegen scharf irgendwo hinblickte, beachtete er die Signale nicht. Meist wartete ich dann, bis er von sich aus wieder binokular zur Apparatur sah oder gewann seine Aufmerksamkeit durch signalfreien Fleischabwurf zurück. Der Dressurraum bot möglichst wenig optische Reize: Geschlossene Vorhänge ließen den Vogel nicht aus den Fenstern blicken und dämpften das Licht. Möbel fehlten. (Letzterer Umstand machte den von innen normal verputzten Raum etwas hallig.) Signale blieben auch unbefolgt, wenn sich der Falke zur Ruhestellung aufgeplustert hatte oder auf seine Füße starrte. Dieses sogenannte „Herabstarren" deutet F. Goethe (1957) für Lariden als Übersprungbewegung in Konfliktsituationen. Wenn ich nach der Dressur im Nebenraum das Tonband zurückspulte und das Bandgerät ausschaltete, kehrte der Vogel manchmal schon freiwillig in den Käfig zurück. Nötigenfalls erhielt er nach der Rückkehr in mein Zimmer noch etwas Futter.

Die Signale waren von einer Frauenstimme gesprochene lateinische und altgriechische Wörter, in denen jeweils ein Vokal bzw. Diphtong vorherrschte. (Zwergwelse hatten die Wörter „Adam" und „Eva" hauptsächlich nach deren betonten Vokalen unterschieden: K. Herter 1949.) Mit einem Telefunken-Tauchspulmikrophon Pl. Nr. 9110 nahm ich die Signale über ein AEG-

[2] Die Aufgaben I und II wurden unter ähnlichen Bedingungen in einem möblierten, nicht schallgeschützten Raum andressiert, später aber auch in der hier beschriebenen Versuchsanordnung beherrscht.

Abb. 2. Nach einem Futtersignal ist der Turmfalke zum Beobachtungsschirm geflogen und hat ein Fleischstück von der Pinzette genommen

Magnetophon KI 25 (Frequenzbereich 50—15 000 Hz) oder die Philips-Tonbandgeräte RK 80 (50—8000 Hz bei 4,5 cm/sec) bzw. RK 50 (30—14 000 Hz bei 9,5 cm/sec) auf BASF-Tonband, Typ LGS. auf und gab sie mit denselben Geräten über eine permanentdynamische Lautsprecherkombination von Isophon (Typ Isodyn, 95—13 000 Hz) wieder. Sie wurden in der gewünschten Reihenfolge nacheinander auf das Band gesprochen. Die Wortgestalten blieben dabei immer gleich, bei Benutzung desselben Bandgerätes mit gleicher Tonblendeneinstellung auch die Klangfarbe der Stimme. Dagegen waren Tonhöhe, Lautstärke, Dauer und Betonung immer etwas verschieden, was eine Orientierung nach diesen hier nebensächlichen Merkmalen erschwerte. Die in den Tonbändern festliegende Reihenfolge der Signale war mir bei der Dressur nicht bekannt. Daher konnte ich nicht unbewußt dem Falken das nachfolgende Signal verraten. Wenn eine Aufgabe mit einer derartigen festen Signalfolge erlernt war, prüfte ich mit einer veränderten Folge, ob der Vogel

sich etwa nach der Reihenfolge der Signale gerichtet hatte. (Das war weder einem Indischen Elefanten noch einer Dohle gelungen: J. REINERT 1957. 1960.)

In Vorversuchen holte sich der Falke ohne Signal hingeworfene Fleischstückchen sogleich von der Landefläche, fraß aber nie viel mehr als 25 nacheinander.[3] Eine Versuchsreihe aus 50 Futter- und 50 Gegensignalen, die in unregelmäßiger, vorherbestimmter Folge einzeln und in Gruppen von bis zu 4 gleichen Signalen wechselten, wurde deshalb je zur Hälfte um 9 und 15 Uhr durchgeführt.

Zur statistischen Sicherung eines Lernerfolges müssen bei zwei Entscheidungsmöglichkeiten und bei 50 Darbietungen wenigstens 70% richtig beantwortet werden: Die Differenz zwischen dem Zufallswert von 50% und dem Prozentsatz richtiger Entscheidungen muß mindestens dreimal so groß sein wie der mittlere Fehler des lezteren (Diff. $\geqq 3\,m$; $m = \pm \sqrt{\frac{r\,\% \cdot f\,\%}{n}}$, H. HOSEMANN 1949).

Versuchsergebnisse

Aufgabe I

Vermutlich ist der Turmfalke beim Beuteflug stark an optische Auslöser gebunden und lernte deshalb beim ersten Futtersignal „ibi" nur langsam, auf die unbeköderte Landefläche zu fliegen und auf sein Fleisch zu warten. Das erfordert bereits zukunftsbezogenes Denken. In den ersten 7 Versuchsreihen wechselten jeweils 50 Futtersignale „ibi" mit 50 Gegensignalen „contortus", die Reihen 8 bis 32 sowie 34 bis 51 bestanden nur aus (normalerweise je 50) Futtersignalen. In 1 bis 14 kam der Vogel nur zur Apparatur, wenn ich gleich nach den Futtersignalen Fleisch abwarf. Ab Reihe 15 gab es nur noch n a c h einem Anflug Fleisch. In den Reihen 15 bis 22 (Versuchszahl in 15—17 ausnahmsweise 300, 200 und 100) begann der Falke langsam, den Signalen zu folgen, und zwar zu 6,3, 17,5, 19, 24, 54, 58, 52 und 52%. In Reihe 23 erreichte er erstmalig 70%, den Grenzwert statistischer Sicherung, in 24 bis 29 60, 78, 68, 80, 76 und 74% r, in 30 bis 32 wegen zu geringen Hungers nur 58, 40 und 48%. Erneute gemischte Darbietung von je 50 Futter- und Gegensignalen in Reihe 33 mißlang, weil der Falke nach einigen erfolglosen Anflügen bei Gegensignalen auch die Futtersignale nicht mehr beachtete. Ich mußte die Gegensignale wieder fortlassen und in den Reihen 34 bis 36 sogar meist wie anfangs gleich nach den Signalen Fleisch abwerfen. Ohne diese Hilfe befolgte der Vogel dann in den Reihen 37 bis 51 durchschnittlich 74,1% der Signale und versagte nur in 3 dieser Reihen. Als Höchstwert wurde 88% r erreicht.

[3] Der anfangs erwähnte Nestbruder meines Versuchstiers fraß nur etwa 5 Fleischstückchen nacheinander und brauchte dann eine Pause. Deshalb schied er als für längere Versuchsreihen ungeeignet aus, obwohl auch er den Anflug nach Futtersignalen gelernt hatte.

Nach den insgesamt 3000 Futter- und 400 Gegensignalen der Reihen 1 bis 51 gelang nun auch die Differenzdressur mit dem Gegensignal „contortus" (s. Tab. 1): In den Reihen 52 bis 59 hemmten die Gegensignale den Falken auch bei den Futtersignalen, von 62 ab wurden aber meist beide Signale

Tabelle 1

Differenzdressur von Aufgabe I (Futtersignal „ibi" = F, Gegensignal „contortus" = G. Jede Reihe = 50 F und 50 G. Reihen 1—51 s. Text)

Reihe	F % r	G % r
52	54	70
53	52	68
54	58	72
55	60	68
56	64	62
57	64	80
58	64	74
59	58	74
60	84	62
61	74	48
62	90	74
63	80	76
64	84	80
65	78	60
66	84	86
67	74	80
68	84	90

beherrscht. Jede der Reihen 69 bis 84 brachte für beide Signale statistisch gesicherte Werte (durchschnittlich für das Futtersignal 87,3%. Höchstwert 92%; für das Gegensignal 85,8%. Höchstwert 98%). In Reihe 85 kam der Vogel keinmal zur Apparatur, weil ich ihn vorher mit Blitzlicht beim Anflug photographiert hatte. In 86 bis 91 mußte ich ihn häufig wieder durch Fleischabwurf gleich nach den Futtersignalen anlocken. Nachdem Reihe 92 und 93 ohne diese Hilfe mißlungen waren, arbeitete der Falke wieder normal und erzielte in den Reihen 94 bis 108 durchschnittlich für das Futtersignal 77,9, für das Gegensignal 97,6% r (Höchstwerte 90 und 100% r). In Reihe 109 bot ich zur Kontrolle eine andere Signalfolge: Der Falke versäumte nur einen Anflug beim Futtersignal und erkannte alle Gegensignale richtig, hatte sich vorher also nicht nach der festen Signalfolge gerichtet. Nach der 51 Tage dauernden Andressur von Aufgabe II (s. u.) beherrschte er Aufgabe I in Reihe 110 noch mit 82% für das Futter- und 100% für das Gegensignal.

Aufgabe II

Bei der II. Aufgabe (und allen späteren) wurden sogleich Futter- und Gegensignale in unregelmäßigem, vorherbestimmtem Wechsel geboten. Weil

der Falke zuerst sowohl beim Futtersignal „vellere" als auch beim Gegensignal „castra" auf der Warte blieb, half ich ihm in Reihe 1 durch Fleischabwurf gleich nach den Futtersignalen. Ohne diese Hilfe flog er in Reihe 2 bei beiden Signalen an, in 3 und 4 allgemein selten (s. Tab. 2). In Reihe 5

Tabelle 2

Lernverlauf für Aufgabe II (Futtersignal „vellere" = F, Gegensignal „castra" = G. Jede Reihe = 50 F und 50 G. Reihe 1 s. Text)

Reihe	F % r	G % r
2	70	56
3	50	70
4	48	78
5	70	76
6	76	58
7	80	56
8	72	64
9	84	70
10	84	70
11	64	86
12	90	96

beherrschte er erstmalig beide Signale, in 6 bis 8 war er wohl zu hungrig und konnte sich deshalb bei vielen Gegensignalen nicht beherrschen. Von Reihe 9 ab unterschied er die Signale sicher und erreichte schon in Reihe 12 für das Futtersignal zu 90, für das Gegensignal zu 96% richtige Entscheidungen. 13 bis 22 brachten durchschnittlich für das Futtersignal 81,6% und für das Gegensignal 93,2% (Höchstwerte 88 und 100%). In der Kontrollreihe 23 mit veränderter Signalfolge erkannte der Falke 76% der Futter- und 96% der Gegensignale, bei einer Wiederholung der Kontrolle in Reihe 24 82% der Futter- und 86% der Gegensignale.

4-Wörter-Test

Nach der Andressur von Aufgabe II wurde zur Vorbereitung auf einen 4-Wörter-Test abwechselnd mit den Aufgaben I und II nachdressiert. Durchschnittlich ergaben Aufgabe I, Reihe 111 bis 113 für das Futtersignal 90,7%, für das Gegensignal 94% und Aufgabe II, Reihe 25 bis 29 für das Futtersignal 83,2%, für das Gegensignal 96%. Im anschließenden 4-Wörter-Test, der auf zwei einander folgende Tage verteilt war, kam jedes der 4 erlernten Wörter 50mal vor. Sie wechselten beliebig in vorherbestimmter Folge. etwa „castra — vellere — ibi — contortus" usw. Tab. 3 zeigt, daß der Falke sie auch jetzt ausnahmslos sicher beherrschte.

Tabelle 3

4-Wörter-Test. (F = Futter-, G = Gegensignal, n je Wort = 50. Die Reihen-Nr. zeigt, die wievielte Reihe der 4-Wörter-Test für die betr. Aufgaben darstellte. Jede frühere Reihe = 50 F und 50 G, Ausnahme Aufgabe I: Reihen 1—51 insgesamt 3000 F und 400 G, Reihen 120 bis 123 nur je 50 F, keine G)

Aufgabe Reihe	Signal	% r
I	F „ibi"	96
114	G „contortus"	100
II	F „vellere"	94
30	G „castra"	90

Wiederholungsdressuren

Nach einer anschließenden Dressurunterbrechung von 88 Tagen, also etwa 3 Monaten, beachtete der Falke beim ersten Dressurversuch mit Aufgabe I die Signale nicht und flog auch bei signalfreiem Fleischabwurf nur äußerst zögernd an, war also wohl zu satt. Aber auch nach 20 Fasttagen erreichte er in den Reihen I, 115 bis 116 nur 68 bzw. 66% r für das Futter- und 100 bzw. 94% r für das Gegensignal. In den Reihen I, 117 bis 119 erschienen wieder gesicherte Werte, nämlich 74, 86 und 76% für das Futter-, 88, 96 und 100% für das Gegensignal. Der Vogel war jetzt wieder in richtiger Kondition und erkannte bei Aufgabe II, Reihe 31 bis 33 von den Futtersignalen 72, 80 und 80% richtig, von den Gegensignalen 82, 96 und 92%. Er hatte Aufgabe II demnach insgesamt 113 Tage, also länger als 3½ Monate behalten. Vor der Andressur einer dritten Aufgabe mußte ich leider die Falkendressur erneut, und zwar für etwa 6½ Monate (199 Tage) völlig unterbrechen. Um den Falken hiernach unter veränderten Bedingungen, nämlich in dem oben beschriebenen schallgeschützten Raum wieder zum Anflug zu bringen, bot ich ihm nach einer Hungerperiode in den Reihen 120 bis 123 der Aufgabe I nur je 50 Futtersignale „ibi". In 120 und 121 warf ich gleich nach den Signalen Fleisch ab, in 122 und 123 nicht. Erzielter Höchstwert war 50% r in Reihe 122; 123 ergab nur 34%. Bei von nun an wieder gemischter Darbietung von Futter- und Gegensignalen brachten die Reihen 124 und 125 für das Futtersignal 44 und 66% r, für das Gegensignal 90 und 86% r. In 126 und 127 waren die Ergebnisse mit 72 und 92% für das Futter- und 82 und 90% für das Gegensignal wieder gesichert.

Für Aufgabe II, die 203 Tage nicht geboten worden war, ergab Reihe 34 beim Futtersignal 76, beim Gegensignal nur 60% r. Der Vogel flog hier manchmal auch zwischen den Signalen an. Vor Reihe 35 gab ich etwas Zusatzfutter und erhielt jetzt für das Futtersignal nur 66, für das Gegensignal da-

gegen 80%. Danach waren die Werte wieder statistisch gesichert, und zwar in den Reihen 36 bis 40 durchschnittlich mit 77,2% für das Futter- und 85,6% für das Gegensignal.

Bei den Versagern nach diesen (und späteren) Dressurpausen ist unklar, ob der Falke die Signale vergessen hatte oder nur nicht im geeigneten Hungerzustand war oder vielleicht den Anflug verlernt hatte. Zudem hatte er sich hier an eine neue Umgebung zu gewöhnen. Waren die Aufgaben I und II tatsächlich vergessen, so wurden sie jedenfalls rasch wieder erlernt.

Aufgabe III

Bei der nun folgenden III. Aufgabe wurden ebenso wie bei der II. Futter- und Gegensignale gleich im unregelmäßigen, vorherbestimmten Wechsel geboten. Weil der Falke zuerst öfter beim Gegensignal „fumus" als beim Futtersignal „aut" anflog, warf ich ihm in den ersten drei Reihen gleich nach den Futtersignalen Fleisch ab. In Reihe 5 erschienen schon gesicherte Werte für beide Signale (s. Tab. 4), in 6 bis 9 besserten sie sich weiter. Kontroll-

Tabelle 4

Lernverlauf für Aufgabe III (Futtersignal „aut" = F, Gegensignal „fumus" = G. Jede Reihe = 50 F und 50 G. Reihen 1—3 s. Text)

Reihe	F % r	G % r
4	62	78
5	76	86
6	70	88
7	88	82
8	90	90
9	88	98
10	90	98

reihe 10 mit anderer Signalfolge ergab für das Futtersignal 90 und das Gegensignal 98% r. Auch hier hatte sich der Falke also nicht nach der Signalfolge gerichtet. In den Reihen 11 bis 15 erkannte er durchschnittlich die Futtersignale zu 96% (Höchstwert 98%), die Gegensignale zu 94% (Höchstwert 96%).

6-Wörter-Tests

Bei Vorbereitungsdressuren für den 6-Wörter-Test ergaben die Reihen 128 der I. und 16 bis 17 der III. Aufgabe zu 80 bis 98% richtige Entscheidungen. Bei Aufgabe II in 41 bis 45 sanken dann die Werte für das Futtersignal bis 56%, also unter die statistische Sicherungsgrenze. Nach einer Mauserpause von 69 Tagen mißlang aus unklaren Gründen Reihe 129 der Aufgabe I mit nur 66% r für das Futtersignal (Gegensignal 82% r), 130 bis 136 brachten ohne einen Versager wieder Durchschnittswerte von 86,6% für das Futter- und 79,1% für das Gegensignal. Von Aufgabe II beherrschte der Vogel

nach 72tägiger Pause in den Reihen 46 bis 47 das Futtersignal zu 92 und 80, das Gegensignal zu 80 und 84%: Die vorherigen Versuche mit Aufgabe I hatten ihn in richtige Kondition gebracht. Trotzdem versagte er danach in Reihe 18 der III. Aufgabe mit nur 66% r für das Futter- und 64% für das Gegensignal. Diese zuletzt und in nur 17 Reihen andressierten Signale hatte er vielleicht vergessen. Die Reihen III, 19 bis 26 ergaben folgende Durchschnittswerte: Futtersignal 78,2, Gegensignal 83,5% r. Hiernach bot ich täglich vor- und nachmittags halbe Versuchsreihen von zwei verschiedenen Aufgaben in jeweils anderer Kombination und erhielt die nachstehenden Durchschnittsergebnisse (an erster Stelle jeweils das des Futtersignals):

I, 137 bis 139: 91,3 und 86,7% r; II. 48 bis 50: 82.7 und 79.3% r; III, 27 bis 29: 79,3 und 81,3% r.

Die Signale für den anschließenden ersten 6-Wörter-Test hatte ich mit einem Philips-Tonbandgerät RK 80 bei 4,5 cm/sec (Frequenzbereich 50 — 8000 Hz) aufgenommen, mußte sie aber dann mit einem RK 50 wiedergeben, wobei sie — wohl wegen Spurdifferenzen — wesentlich dumpfer klangen. Wegen der in Tabelle 5 gezeigten niedrigen Anteile richtiger Entscheidungen

Tabelle 5

6-Wörter-Tests. (F = Futter-, G = Gegensignal. n je Wort = 50. Die Reihen-Nr. zeigt, die wievielte Reihe die 6-Wörter-Tests für die betr. Aufgabe darstellten. Jede frühere Reihe = 50 F und 50 G, Ausnahme Aufgabe I: Reihen 1—51 insgesamt 3000 F und 400 G, 120—123 nur je 50 F ohne G)

Aufgabe	Signal	Test I		Test 2	
		Reihe	% r	Reihe	% r
I	F „ibi“	140	96	143	96
	G „contortus“		70		78
II	F „vellere“	51	90	54	74
	G „castra“		88		84
III	F „aut“	30	78	33	78
	G „fumus“		80		90

nahm ich für einen zweiten 6-Wörter-Test die Signalfolge noch einmal mit dem RK 50 bei 9,5 cm/sec (30 — 14 000 Hz) auf. Bei einer erneuten Zwischendressur mit halbtäglichem Aufgabenwechsel benutzte ich jedoch alte Bänder, die noch mit dem anfangs benutzten AEG-KL 25 aufgenommen und später auf das RK 80 überspielt worden waren. Auf dem RK 50 mußten diese nun so verstärkt werden, daß jeweils beim Bandstart ein lautes Betriebsrauschen hörbar wurde. Dieses verwirrte den Falken und ließ ihn oft schon ohne ein Signal anfliegen. Deshalb gab es teilweise Mißerfolge (an erster Stelle jeweils der Futtersignal-Wert): I, 141: 94 und 86% r; I, 142: 86 und 90% r. II, 52: 82 und 70% r; II, 53: 80 und 66% r. III, 31: 74 und 78% r; III, 32: 68 und 72% r. Vielleicht brachte deshalb der anschließende zweite 6-Wörter-Test kaum bessere Werte als der erste. (Beide Tests dauerten je 3 Tage.)

Aufgabe IV

Bei Aufgabe IV flog der Falke beim Futtersignal „oikoi" und beim Gegensignal „mainomai" anfangs etwa gleich häufig an (s. Tab. 6). In Reihe 5 war der Vogel sehr hungrig und beherrschte sich bei vielen Gegensignalen nicht, in den Reihen 6, 8 und 9 dagegen zu satt, was für die Gegensignale zu

Tabelle 6
Lernverlauf für Aufgabe IV. (Futtersignal „oikoi" = F, Gegensignal „mainomai" = G. Jede Reihe = 50 F und 50 G)

Reihe	F % r	G % r
1	42	56
2	42	48
3	46	52
4	68	50
5	80	42
6	58	74
7	66	62
8	60	74
9	66	76
10	84	62
11	78	80
12	96	78
13	90	86
14	82	92
15	88	86
16	90	92
17	44	92

guten, für die Futtersignale zu schlechten Ergebnissen führte. Weil er in diesen Reihen wenig gefressen und kein sonstiges Futter erhalten hatte, war er in Reihe 10 wieder zu hungrig und flog bei vielen Gegensignalen an. Erst Reihe 11 brachte für beide Signale gesicherte Werte. In 12 bis 15 besserten sich diese weiter. In Kontrollreihe 16 mit anderer Signalfolge zeigten 90% r für das Futter- und 92% r für das Gegensignal, daß der Falke hier ebensowenig wie bei den früheren Aufgaben die Reihenfolge der Signale erlernt hatte. In Reihe 17 versagte er wegen zu geringen Hungers beim Futtersignal.

8-Wörter-Test

Bei der Vorbereitungsdressur zum 8-Wörter-Test mit halbtäglichem Aufgabenwechsel erschienen durchschnittlich folgende Prozentsätze richtiger Entscheidungen (die für das Futtersignal stehen jeweils zuerst): I. Reihen 144 bis 145: 89 und 95; II. 55 bis 57: 79.3 und 96; III. 34 bis 35: 83 und 97; IV, 18 bis 19: 91 und 90.

Im anschließenden, auf vier einander folgende Tage verteilten 8-Wörter-Test wechselte wie bei den früheren Mehrfach-Tests jedes erlernte Wort in unregelmäßiger, vorherbestimmter Folge 50mal mit den anderen. Tabelle 7 beweist, daß der Falke auch bei beliebigem Wechsel noch alle Wörter mit statistisch gut gesicherten

Tabelle 7

8-Wörter-Test. (F = Futter-, G = Gegensignal. n je Wort = 50. Die Reihen-Nr. zeigt, die wievielte Reihe der 8-Wörter-Test für die betr. Aufgabe darstellt. Jede frühere Reihe = 50 F und 50 G, Ausnahme Aufgabe I: Reihen 1—51 insgesamt 3000 F und 400 G, 120—123 nur je 50 F ohne G)

Aufgabe	Reihe	Signal	% r
I		F „ibi"	96
	146	G „contortus"	92
II		F „vellere"	86
	58	G „castra"	100
III		F „aut"	84
	36	G „fumus"	100
IV		F "oikoi"	80
	20	G „mainomai"	88

Werten beherrschte. Diese waren für „ibi" ebensogut wie in den 6-Wörter-Tests, für „contortus", „castra", „aut" und „fumus" sogar besser und nur für „vellere" etwas schlechter (86 gegen 90% r). Das schlechteste Resultat des 8-Wörter-Tests war 80% für das Futtersignal der zuletzt gelernten und bisher nur in 19 Reihen gebotenen Aufgabe IV. Möglicherweise könnte der Turmfalke noch mehr als 8 Wörter unterscheiden.

Diskussion

O. und M. Heinroth (1924/28) haben die „geistigen Fähigkeiten" der Raubvögel offensichtlich unterschätzt: Mein Turmfalke war zu ähnlichen Leistungen fähig wie andere auf Wortkommandos dressierte Tiere. Im einzelnen kann man die Ergebnisse der verschiedenen Wortdressuren jedoch schlecht vergleichen. Es fehlen nämlich in einigen der unten zitierten Arbeiten Angaben über die Dressurmethode, manchmal auch über Art und Zahl der Wortkommandos, sowie darüber, wieweit visuelle Hilfen ausgeschlossen waren und wielange die Wörter behalten wurden. Für manche der Tiere ist ebensowenig wie für den Turmfalken die Grenze des Wort-Lernvermögens

bekannt. Auch wird meistens die Lerngeschwindigkeit nicht beschrieben. Diese ist aber auch beim Turmfalken wegen zeitweiliger Störungen durch ungeeigneten Hungerzustand schlecht zu beurteilen. Während mein Falke nur zwischen Abflug und Beherrschung zu wählen hatte, wurde bei den anderen Dressuren teilweise für jedes Wort eine andere Folgehandlung gefordert. Fraglich ist, ob das letztere schwerer zu erlernen ist oder vielleicht sogar bessere Gedächtnisstützen bietet. Zudem haben die Kommandos wahrscheinlich für die verschiedenen Tiere auch eine verschiedene Valenz: „Die Stimme seines Herrn" dürfte dem Hund und dem von H. HEDIGER (1952) zu den Kontakttieren gezählten Delphin (s. u.) mehr bedeuten als dem Turmfalken, der wohl hauptsächlich Augentier ist.

Man hat hauptsächlich Säugetiere auf Wortkommandos dressiert: Ein Schäferhund führte nach 53 Wortbefehlen ebensoviele verschiedene Handlungen aus (z. B. Setzen, Aufstehen, Hochblicken usw.). Orientierung nach optischen Hilfen oder einer festen Signalfolge war ausgeschlossen (C. J. WARDEN und L. H. WARNER 1928). Auch eine Katze zeigte nach verschiedenen, nicht näher beschriebenen Wortkommandos unterschiedliches Verhalten (F. SCHWANGART 1936). Schweinsaffen läßt man für den Botanischen Garten Singapur in hohen Bäumen malaiischer Wälder Pflanzen sammeln und lenkt sie dabei mit mindestens 12 malaiischen Wörtern (E. J. H. CORNER 1946/47). Von zwei Zwergwelsen schwamm der eine bei „Adam" zur Fütterung an, bei „Eva" dagegen nicht, der andere umgekehrt (K. HERTER 1949). In Marineland, Florida, lehrte A. FROHN einen Delphin, 8 Schautricks teilweise auf Wortkommandos auszuführen, z. B. auf „jump" durch einen Reifen zu springen und sich auf „turn" bis zu einem Gegenbefehl um seine Längsachse zu drehen. H. HEDIGER (1952) betont, daß zwar diese schaustellerischen Dressuren im Gegensatz zu wissenschaftlichen auf höchster Intensivierung affektmäßiger Tier-Mensch-Beziehung beruhen, daß aber „die Befehle für die einzelnen Leistungen auch ohne begleitende Gebärden rein verbal gegeben werden konnten". C. HAYES sagt 1952 über das Wortunterscheidungsvermögen des von ihr im Hause aufgezogenen Schimpansenkindes Viki: „Ruling out as much as we can of situation, gestures, glances, and inflection, and taking Viki at her best obedient, I should estimate that she understands not mor than fifty word groupings in the form of expressions or commands." Indische Arbeitselefanten befolgen 21 bis 23 von ihren Mahouts in Urdu-Sprache gegebene Kommandos ohne sonstige Hilfen mit unterschiedlichen Leistungen (B. RENSCH und R. ALTEVOGT 1954). Zur Wortunterscheidung sind ferner Papageien, Stare, Dohlen und andere Vögel fähig, die Wörter nachzusprechen lernen.

Zusammenfassung

1. Ein männlicher Turmfalke (*Falco tinnunculus*) lernte ohne visuelle Hilfe in strafffreier Dressur, 8 von einer Frauenstimme gesprochene, lateinische und altgriechische Wörter zu unterscheiden, die vom Tonband wiedergegeben wurden: Bei den Futtersignalen „ibi", „vellere", „aut" und „oikoi"

flog er zu einem Beobachtungsschirm und erhielt Fleisch, bei den Gegensignalen „contortus", „castra", „fumus" und „mainomai" blieb er auf einer Warte sitzen.

2. Zuerst fiel es dem Vogel schwer, ausschließlich auf ein akustisches Signal hin anzufliegen, ohne daß er die Belohnung vorher sah. Vermutlich ist er beim Beuteflug stark an optische Auslöser gebunden. Das erste Futtersignal „ibi" wurde erst nach 1600 Versuchen mit dem zur statistischen Sicherung eines Lernerfolges nötigen Mindestprozentsatz befolgt. Erst nach insgesamt 3000 Versuchen konnte die Differenzdressur mit einem ersten Gegensignal beginnen.

3. Bei Dressur in Versuchsreihen aus je 50 Futter- und 50 Gegensignalen in unregelmäßigem, vorherbestimmtem Wechsel wurden Aufgabe I („ibi/contortus") und Aufgabe IV („oikoi/mainomai") in der elften Versuchsreihe erstmalig mit statistischer Sicherheit beherrscht, die Aufgaben II („vellere/castra") und III („aut/fumus") bereits in der fünften Reihe.

4. In mehrtägigen Mehrfachtests wechselten alle jeweils beherrschten Futter- und Gegensignale in vorherbestimmter, unregelmäßiger Folge derartig, daß jedes 50mal erschien. Auch hierbei ergaben sämtliche Wörter statistisch gesicherte Werte, und zwar noch im 8-Wörter-Test für „ibi" 96, „contortus" 92, „vellere" 86, „castra" 100, „aut" 84, „fumus" 100, „oikoi" 80 und „mainomai" 88% richtige Entscheidungen. Vielleicht könnte der Falke noch weitere Aufgaben lernen.

5. In Vergessentests brachten Aufgabe I nach 51 Tagen noch für das Futtersignal 82, für das Gegensignal 100% r und Aufgabe II nach 72 und 113 Tagen 92 und 72% r für das Futter-, 80 und 82% r für das Gegensignal.

6. In manchen Versuchsreihen versagte der Vogel völlig: Bei zu großem Hunger konnte er sich bei den Gegensignalen nicht beherrschen, bei zu geringem ließ er die Futtersignale unbeachtet. Ferner befolgte er die Signale nicht, wenn er — wie es leicht geschah — visuell abgelenkt war.

Schrifttum

Beckmann, J.: Beyträge zur Geschichte der Erfindungen. Zweyten Bandes erstes Stück. Leipzig (1784).

Chardin: Voyages du Chevalier Chardin. Amsterdam (1735).

Corner, E. J. H.: The training of pig-tailed monkeys for plant collecting. Proc. of the Zool. Soc. of London 116, II, (1946/47) 366.

Engelmann, F.: Die Raubvögel Europas. Naturgeschichte, Kulturgeschichte und Falknerei. Neudamm (1928).

Friderich: Naturgeschichte der Vögel Europas. 6. Auflage, bearbeitet von A. Bau. Stuttgart (1923).

Friedrich II. von Hohenstaufen: De arte venandi cum avibus (Des Hohenstaufen-Kaisers Friedrich II. Bücher von der Natur der Vögel und der Falknerei mit den Zusätzen des Königs Manfred). Übers. von H. Schöpffer, Berlin (1896).

Goethe, F.: Das Herabstarren, eine Übersprungbewegung bei den Lariden. Behaviour II (1957) 310—317.

Hammer-Purgstall, v.: Falknerklee, bestehend in drey ungedruckten Werken über die Falknerey. Pesth (1840).
Hayes, C.: The Ape in Our House. London (1952).
Hediger, H.: Dressurversuche mit Delphinen. Z. Tierpsych. **9** (1952) 321—328.
Heinroth, O. und M.: Die Vögel Mitteleuropas. Berlin (1924/28).
Herter, K.: Zur Psychologie und Sinnesphysiologie der Zwergwelse (Amiurus nebulosus Lsr.). Biol. Zentralbl. **68** (1949) 77—95.
Hosemann, H.: Die Grundlagen der statistischen Methoden für Mediziner und Biologen. Stuttgart (1949).
Mebs, T.: Wanderfalk versteckt Beute. Vogelwelt **77** (1956) 12—15.
— Versteckhandlung eines Falken. Vogelwelt **79** (1958) 107.
— Beitrag zur Biologie des Feldeggsfalken (Falco biarmicus feldeggi). Vogelwelt **80** (1959) 142—149.
Reinert, J.: Akustische Dressurversuche an einem Indischen Elefanten. Z. Tierpsych. **14** (1957) 100—126.
— Unterscheidungsvermögen einer Dohle für verschieden schnelle Metronom-Schlagfolgen. Z. Tierpsych. **17** (1960) 114—124.
Rensch, B., und R. Altevogt: Zähmung und Dressurleistung Indischer Arbeitselefanten. Z. Tierpsych. **10** (1954) 497—510.
Schiemenz, H.: Beobachtungen an Turmfalken (Gedächtnis, Unterscheidungs- und Assoziationsvermögen). J. Ornithol. **99** (1958) 383—388.
Schwangart, F.: Über den Wert der Katzenhaltung. Zentralbl. f. Kleintierkunde und Pelztierkd. „Kleintier und Pelztier" **7** (1936) 77—96.
Vögele, H. H.: Die Falknerei. Eine ethnographische Darstellung. Veröff. d. Geogr. Inst. d. Albertus-Univ. zu Königsberg Pr. Neue Folge. Reihe Ethnographie Nr. 1, Neudamm (1931).
Waller, R.: Der wilde Falk ist mein Gesell. Neudamm (1937).
Warden, C. J., and L. H. Warner: The sensory capacities and intelligence of dogs, with a report on the ability of the noted dog „Fellow" to respond verbal stimuli. Quart. Rev. of Biol. **3** (1928) 1—28.
Wood, C. G.: The illustrated natural history. Birds. London (1867).

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel.
Abteilung für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie

Untersuchungen zum Appetenzverhalten der Springspinne *Epiblemum scenicum* Cl. (*Salticidae*) und des Ameisenlöwen *Euroleon nostras* Fourcr. (*Myrmeleonidae*)

Von

Alfred Plett[1]

Mit 6 Abbildungen

(Eingegangen am 22. Mai 1962)

Das Leben der Tiere ist gekennzeichnet durch einen Wechsel von Aktivität und Ruhe, der meist tages- und jahresperiodisch geregelt wird. Bei

[1] Dr. Alfred Plett, Zoologisches Institut, Kiel, Hegewischstr. 3.

den Untersuchungen dieses viel bearbeiteten Problems (vgl. ASCHOFF 1958; ferner Cold Spring Harbor quant. Biol. 25, 1960) standen Fragen der zeitlichen Regulierung im Vordergrund, wobei zwischen exogenen Faktoren (Zeitgebern, in erster Linie dem Licht) und endogenen unterschieden wird (vgl. BÜNNING 1958).

Eine grundsätzlich andere Frage ist es, ob die Tiere immer von einer als gegeben angesehenen täglichen Aktivitätszeit Gebrauch machen oder nur bei günstigen Außenbedingungen und unter der Wirkung von inneren Bedürfnissen (Hunger, Durst usw.) aktiv werden. Viele höhere Tiere zeigen eine starke Tendenz zur grundsätzlichen Einhaltung einer täglichen Aktivitätszeit. Eine Unterdrückung der Aktivität kann dann u. U. zu Schäden führen (ASCHOFF und MEYER-LOHMANN 1955; vgl. auch INHELDER 1955). Eine besondere Rolle in der Aktivitätszeit kann die Exploration spielen (vgl. DARCHEN 1955, BARNETT 1956, MONTGOMERY 1953).

Bei den von mir untersuchten Springspinnen ist eine Aktivität nur bei günstigen Witterungsbedingungen zu beobachten (PRECHT 1952). Aber auch dann sind die Tiere nur aktiv, wenn bestimmte Innenfaktoren wie der Hunger sie zu einem Appetenzverhalten treiben. Die Frage nach den Ursachen der Aktivität wird hier zu einer Frage nach den Ursachen des Appetenzverhaltens.

Bei der Zebraspinne *Epiblemum scenicum* stellt das Appetenzverhalten ein aktives „Suchen" dar (natürlich ohne Zielvorstellung). Die Tiere streifen umher und suchen nach Beute oder Geschlechtspartnern. Beim Erscheinen der entsprechenden Auslösereize laufen die Instinkthandlungen des Beutefangs oder der Balz ab. Es empfiehlt sich, nur das ungerichtete Suchen als Appetenzverhalten zu bezeichnen, nicht jedoch Instinkthandlungen, die erst bei Auftauchen eines auslösenden Objektes ablaufen, wie das Heranlaufen und Schleichen beim Beutefang der Springspinnen.

Bei dem zu Vergleichszwecken untersuchten Ameisenlöwen beobachten wir ein ganz anderes Verhalten. Der Ameisenlöwe ist ein „Lauertier". Er sitzt am Grunde seines Trichters und wartet auf hereinfallende Beutetiere. Sein Appetenzverhalten beschränkt sich nach Fertigstellung des Trichters auf das Einnehmen einer Bereitschaftsstellung. Auch hier wird dieses Appetenzverhalten beendet durch die Auslösung der Instinkthandlungen des Beutefanges (Fangschleudern, Zuschnappen, Aussaugen usf.).

Bei der Frage nach den inneren Ursachen des Appetenzverhaltens sind folgende Faktoren zu berücksichtigen:

1. Triebe: Es gibt übergeordnete, meist hormonal bedingte Triebe (z. B. Sexualtrieb), die für bestimmte Zeiten lebensbestimmend sind, und in kürzeren Perioden auftretende Triebe wie Hunger und Durst (vgl. PRECHT 1960). Daß man einen Begriff wie Hunger u. U. noch weiter aufgliedern kann, haben die Arbeiten von DETHIER (1958) und EVANS und BROWN (1960) gezeigt. Das Wort „drive" im angelsächsischen Schrifttum hat wech-

selnde Bedeutung und ist mit dem hier verwendeten Triebbegriff nicht identisch (vgl. HINDE 1956, 1959).

2. „Stauung der Instinkterregung": Nach LORENZ (1937) soll das Tier im wesentlichen den Ablauf der Instinkthandlungen anstreben, nicht aber den Effekt dieser Handlungen. Es liegt dabei die Annahme einer zentralnervösen Erregungsproduktion zugrunde, die bei Nichtbetätigung der Handlung gestaut wird und das Tier schließlich zu einem Suchverhalten nach der betreffenden Auslösesituation treibt. Die Instinkthandlung kann dabei u. U. im Leerlauf ausbrechen oder am Ersatzobjekt abreagiert werden (vgl. LEYHAUSEN 1956, TINBERGEN 1956). Aussagen über die zugrunde liegenden physiologischen Mechanismen sind vorerst nicht möglich. Ausdrücke wie Stauung der Instinkteregung usw werden hier der Einfachheit halber gebraucht, ohne daß eine physiologische Erklärung vorweggenommen werden soll.

Probleme des Appetenzverhaltens wurden bereits von PRECHT (1952) an Salticiden studiert. Es galt, die gewonnenen Befunde an einem größeren Material zu überprüfen und mit Beobachtungen zu vergleichen, die an Ameisenlöwen gemacht wurden.

I. Versuche an *Epiblemum scenicum*

1. Material und Methoden

Springspinnen der Species *Epiblemum scenicum* (= *Salticus scenicus*) leben an besonnten alten Mauern und gehören ihrer Lebensweise nach zum Typus der Jagdspinnen, die während der Aktivitätszeit unermüdlich umherstreifen. Die Ruhezeit verbringen sie in Wohngespinsten, die sie in den Rissen und Fugen ihres Biotops anlegen.

Um die inneren Ursachen der Aktivität und des Appetenzverhaltens untersuchen zu können, mußten wechselnde Umwelteinflüsse, wie sie in der Natur gegeben sind, durch Haltung im Laboratorium unter genau festgelegten Bedingungen vermieden werden. Große, flache, senkrecht stehende Insektenkästen, die mit einer Glasscheibe verschlossen waren, erwiesen sich zur Beobachtung der Tiere als geeignet, wenn sie auch die natürlichen Bedingungen nicht voll ersetzen konnten, wie noch gezeigt wird. Die Seitenwände enthielten zahlreiche Löcher, in denen die Spinnen ihre Wohnröhren bauten. Von 8 bis 18 Uhr wurden die Kästen beleuchtet (2 Leuchtstoffröhren, 60 W), die Temperatur betrug während dieser Zeit konstant 24 °C.

Frischgefangene, mit kleinen Farbtupfen markierte Springspinnen wurden einzeln oder zu mehreren in die Kästen gesetzt. Wenn die Tiere sich eingewöhnt und genügend Wohngespinste gebaut hatten, wurden sie satt gefüttert. Nach 7 bis 10 Hungertagen begannen die Versuche. Die Bewegungszeiten konnten durch dauernde Beobachtung während der gesamten Beleuchtungszeit ermittelt werden. Die zur Klärung einzelner Fragen nötigen Ermüdungsversuche nahm ich in einer gesonderten Arena vor, die aus einer waagerechten Milchglasscheibe bestand. Die Attrappen waren auf kleine Stahlplättchen geklebt und konnten mit einem unter der Scheibe gehaltenen Magneten bewegt werden.

Versuche, das Appetenzverhalten der verwandten Species *Evarcha blancardi* Scop. zu Vergleichszwecken zu analysieren, stießen auf allzu große methodische Schwierigkeiten. Diese Springspinnen leben im Heidekraut. Eine Imitation des Lebensraums im Labor erschwerte die Beobachtung sehr. Auch streifen diese Spinnen nicht so ausgiebig umher, sondern sitzen oft lauernd im Geäst. Sie bauen keine Wohngespinste, sondern verbringen die Ruheperiode in der Streuschicht am Boden. Es konnte nur schwer entschieden werden, wann die Tiere als aktiv zu bezeichnen waren.

2. Untersuchung des Appetenzverhaltens im Funktionskreis des Nahrungserwerbs

Eine Zebraspinne, die auf Beutesuche umherstreift, zeigt ein charakteristisches Verhalten. Ein nur mit Einstellungsreaktionen verbundenes Mustern des optischen Umfeldes wechselt ab mit schnellem, flüssigem Dahinrennen. Beuteobjekte — das sind vorwiegend Dipteren — lösen nach sofortiger Zuwendung Heranlaufen aus, das mit einem wohlgezielten Sprung und dem Einschlagen der Cheliceren in die Beute beendet wird. Bei langsam sich bewegenden Beutetieren geht das Heranlaufen bei geringerer Distanz in ein Schleichen über.

Das Suchverhalten im Dienste des Beutefangs studiert man am besten außerhalb der Fortpflanzungszeit im Spätsommer. In dieser Zeit ist nur noch der Beuteerwerb verhaltensbestimmend. Es stehen dann allerdings nur Weibchen zur Verfügung, die Männchen sterben am Ende der Fortpflanzungsperiode ab.

Precht (1952) unternahm an *Epiblemum*-Weibchen bereits derartige Versuche. Ich habe sie mit größerem Material und unter günstigeren Bedingungen wiederholt und konnte die Ergebnisse bestätigen.

Nach der gut einwöchigen Hungerperiode wurden die Weibchen jeweils einen Tag lang beobachtet und ihre Bewegungszeiten graphisch aufgetragen (Abb. 1). Alle Spinnen haben ihre Wohnröhre verlassen und streifen umher.

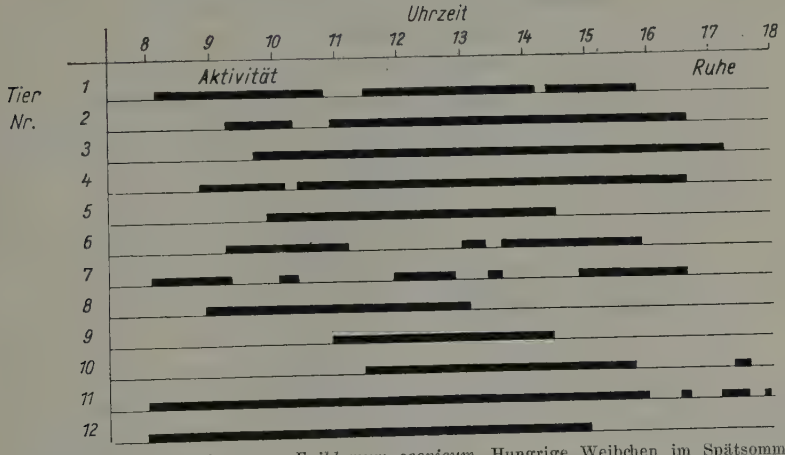


Abb. 1. Die Aktivitätszeiten von *Epiblemum scenicum*. Hungrige Weibchen im Spätsommer (1. Versuchstag)

Allerdings ist das Suchverhalten im Freien ausgeprägter und typischer als in den Versuchskästen.

Um zu prüfen, ob eine „Beutefangerregung" oder eine „Stauung" der Beutefanghandlung das Suchverhalten evtl. aktiviert oder gar bewirkt, wurde jeweils am folgenden Tag bei allen untersuchten Spinnen das Heranlaufen durch Attrappen ermüdet, bis die Tiere nicht mehr darauf reagierten.

Als Attrappen dienten frisch getötete, kleinere Fliegen, die auf Stahlplättchen geklebt waren. Es ist für diese Versuche wichtig, daß mit dem Heranlaufen gleichzeitig auch die anderen Teilhandlungen des Beutefangs ermüden (Precht und Freytag 1958).

Die Beobachtung des Verhaltens zeigte, daß trotz der Ermüdung die Aktivität der Spinnen andauerte (Abb. 2). Längere Zeit nicht ausgelöste Instinkthandlungen des Beuteerwerbs werden offenbar nicht im Sinne von consummatory acts durch Suchverhalten angestrebt.

Am dritten Versuchstag waren die hungrigen Spinnen wiederum aktiv. Um 11 Uhr wurden die Kästen reichlich mit Fliegen versorgt. Die restliche

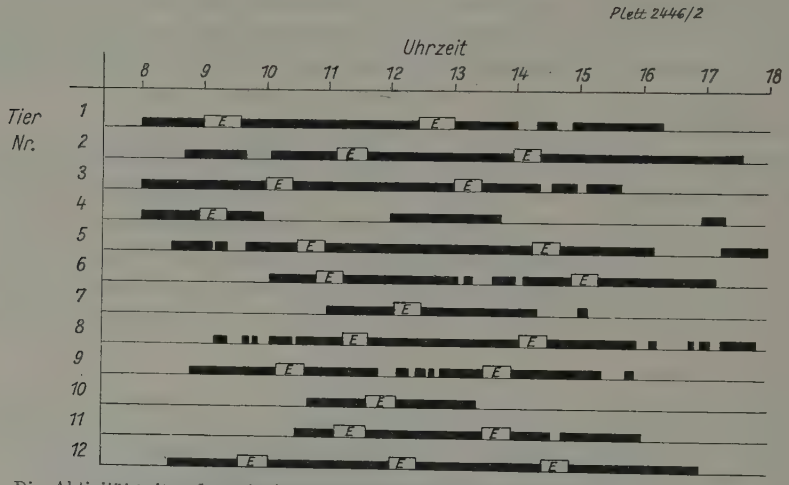


Abb. 2. Die Aktivitätszeiten hungriger Weibchen im Spätsommer; bei *E* wurde das Heranlaufen ermüdet (2. Versuchstag)

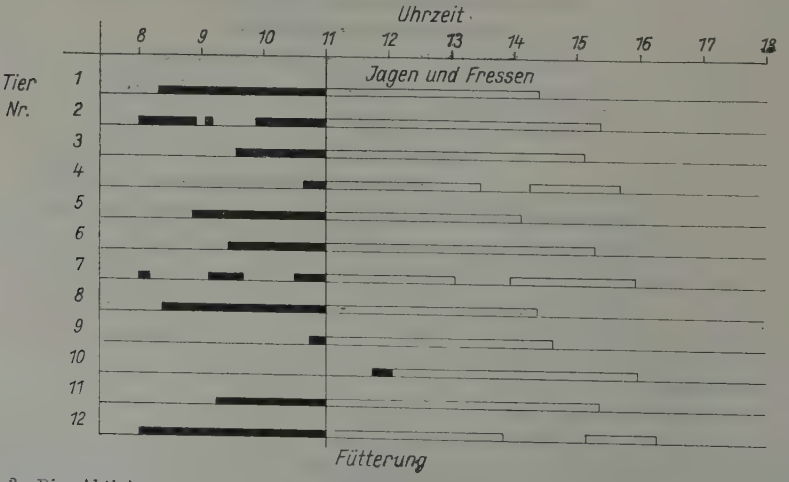


Abb. 3. Die Aktivitätszeiten hungriger Weibchen im Spätsommer; um 11 Uhr Sattfütterung (3. Versuchstag)

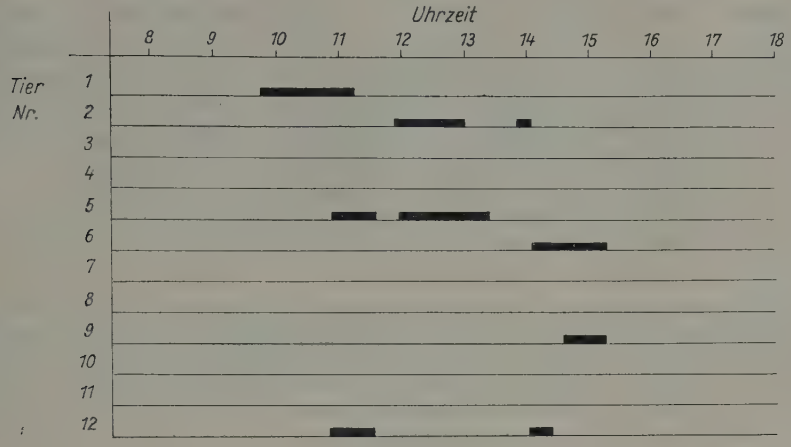


Abb. 4. Die Aktivitätszeiten satter Weibchen im Spätsommer (4. Versuchstag)

Zeit verbrachten die Spinnen mit Jagen und Fressen (Abb. 3). Nach der Sättigung unterblieb am folgenden Tag das Suchverhalten weitgehend (Abb. 4). Satte Tiere bleiben in ihren Wohngespinsten. Der Hunger bestimmt somit als endogener Faktor, ob von der Aktivitätszeit Gebrauch gemacht wird.

Auch Freilandbeobachtungen lehren, daß der Hungertrieb zusammen mit äußeren Faktoren (Temperatur, Feuchtigkeit) im Spätsommer die Aktivität der Springspinnen regelt. Nach längerer Schlechtwetterperiode kommen am ersten schönen Sonnentag die Spinnen oft in großer Zahl aus ihren Schlupfwinkeln hervor. Ungünstige Außenbedingungen haben bei allen Tieren die Aktivität unterdrückt und ein Anwachsen des Hungers verursacht. Nach wochenlang anhaltendem sonnigen Wetter sieht man die Spinnen dagegen nur noch vereinzelt. Dann ist offenbar der individuell schwankende Hungertrieb allein aktivitätsbestimmend.

3. Untersuchung des Appetenzverhaltens im Funktionskreis der Fortpflanzung

Es bleibt noch die Frage zu klären, ob auch sexuell bedingte Antriebe ein Suchverhalten auslösen können. Der Hungertrieb ist nach PRECHT (1960) ein einfacher „Bedürfnistrieb", der nur in einer bestimmten Jahreszeit auftretende Geschlechtstrieb dagegen ein übergeordneter „Zeittrieb". Er bewirkt eine im Laufe der gesamten Fortpflanzungsperiode wechselnde Gestimmtheit des Tieres, welche die entsprechenden Instinkthandlungen aktiviert.

Zur Balzzeit zeigen *Epiblemum*-Männchen neben dem Beutesuchverhalten ein deutlich sexuell getöntes Appetenzverhalten. Sie suchen die Weibchen zur Kopulation in deren Wohngespinsten auf. Darum gewinnen in der Balzperiode alle Mauerrisse und Löcher im Lebensraum der Springspinnen

eine positive Tönung für die Männchen. An heißen Vormittagen im Mai und Juni sieht man die Männchen aufgeregt umherrennen und jedes Loch, jede Fuge inspizieren und mit den Vorderbeinen austasten. Die Bewegungen sind sehr viel ruckartiger und gespreizter als beim Suchen nach Beute. Auf der Fläche angetroffene Weibchen lösen beim Männchen dann Winken und den Liebestanz aus, doch kommt es dabei fast nie zu einer Kopulation.

Auch die Weibchen zeigen während der Fortpflanzungszeit eine erhöhte Aktivität, die jedoch nicht unbedingt als sexuelles Appetenzverhalten zu deuten ist.

Die Beobachtungen und Messungen zur Aktivität fanden im Mai und Juni an 12 Männchen und 12 Weibchen statt, die unter den bereits geschilderten Bedingungen gehalten und untersucht wurden. Nach der Eingewöhnung mußten die Tiere zunächst wiederum eine Zeitlang hungern, bevor die Aktivität zum ersten Mal gemessen wurde. Es seien hier jeweils die an 5 Spinnen gewonnenen Ergebnisse in Abbildungen dargestellt. Alle anderen Tiere verhielten sich im Prinzip gleich.

a) Untersuchungen an *Epiblemum*-Männchen

Nach einer Hungerzeit zeigten die Männchen eine Aktivität, in der Beutesuchen vorherrschte. Zuweilen waren schwächere Intentionen zum Inspizieren der Schlupflöcher zu beobachten. Weibchenattrappen lösten zwar oft Winken aus, doch reagierten die hungrigen Männchen sehr viel intensiver auf Beuteattrappen (Abb. 5, 1. Tag).

Precht und Freytag (1958) fanden bei ihren Untersuchungen über Ermüdung von Beutefang- und Balzhandlungen, daß der Hungertrieb den Liebestanz des Männchens hemmt. Starker Hunger dominiert offenbar über den Sexualtrieb.

An den folgenden Versuchstagen wurden die Kästen mit zahlreichen Fliegen versehen, so daß die Männchen sich stets sattfressen konnten. Die Aktivitätszeit satter Männchen verkürzte sich auf die Vormittagsstunden (Abb. 5, 3. Tag). Es traten jetzt bei vielen Männchen deutliche sexuelle Suchhandlungen auf. Die Tiere wanderten von Loch zu Loch und inspizierten. Allerdings war unter Laboratoriumsbedingungen die hochgradige Erregung, wie sie sich im Freiland in zitternden, gespreizten Bewegungen äußert, nicht feststellbar. Obwohl Balzhandlungen mit Attrappen auf der Arena ohne weiteres auslösbar sind, ist doch das spontan entstehende sexuelle Suchen in seiner optimalen Ausprägung nur im Freiland zu beobachten.

Am 4. Tag wurde bei allen Männchen der Liebestanz zweimal ermüdet. Als Attrappen dienten frisch getötete, auf Stahlplättchen geklebte Weibchen. Es zeigte sich, daß die Ermüdung dieser Instinkthandlung keine dämpfende Wirkung auf das sexuelle Suchverhalten der Männchen hat (Abb. 5, 4. Tag).

Schließlich wurden Weibchen zu den Männchen in die Kästen gesetzt. Es erfolgten stundenlange Kopulationen in den Wohngespinsten. Aber auch dadurch war am nächsten Tag keine auffallende Aktivitätsminderung feststellbar (Abb. 5, 6. Tag). Es mag das mit der Tatsache zusammenhängen, daß wir es bei Spinnen mit einer indirekten Begattung zu tun haben. Die

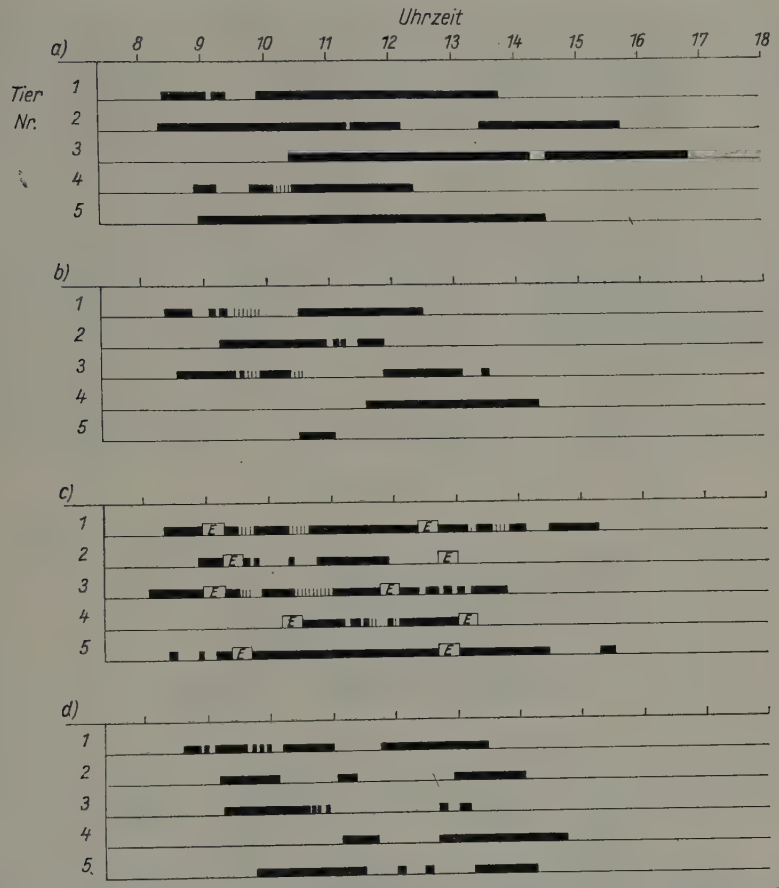


Abb. 5. Die Aktivitätszeiten der *Epiblemum*-Männchen zur Balzzeit unter verschiedenen Versuchsbedingungen. a) Hungrige Tiere (1. Versuchstag), b) satte Tiere (3. Versuchstag), c) satte Tiere, bei *E* wurde der Liebestanz ermüdet (4. Versuchstag), d) satte Tiere am Tage nach der Kopulation (6. Versuchstag)

Tasterfüllung zu berücksichtigen bereitete indessen Schwierigkeiten, weil sie außerordentlich selten zu beobachten ist.

b) Untersuchungen an *Epiblemum*-Weibchen

Es wurden zu diesen Versuchen, die gleichzeitig mit den Untersuchungen an Männchen stattfanden, geschlechtsreife Weibchen verwendet. Nach der Eingewöhnungs- und Hungerperiode waren die sehr hungrigen Weibchen alle aktiv (Abb. 6, 1. Tag).

An den folgenden Tagen standen den Tieren reichlich Fliegen zur Verfügung. Obwohl die Weibchen in ihren Wohngespinsten von den Männchen zur Kopulation aufgesucht werden und man annehmen sollte, daß mit Beseitigung des Hungertriebes kein Anlaß mehr für das Suchverhalten besteht, zeigten die Weibchen in dieser Jahreszeit auch nach der Sättigung noch eine

gewisse Aktivität (Abb. 6, 3. Tag). Diese Tiere kümmerten sich dann nicht mehr um die Fliegen, die reichlich vorhanden waren.

Wenn man einzelne Männchen hinzusetzte, die sofort heftig zu balzen begannen, wendeten sich die Weibchen ihnen nur für einen kurzen Moment zu und gingen dann ihres Weges. Am 4. Tag wurden zahlreiche Männchen zu den Weibchen in die Kästen gesetzt. Die langdauernden Kopulationen, die in den Löchern stattfanden, unterdrückten die Aktivität weitgehend (Abb. 6, 4. Tag). Am folgenden Tag war die Aktivität wieder etwas angestiegen, es wurden aber noch Kopulationen ausgeführt (Abb. 6, 5. Tag). An der Mauer im Freien befanden sich während der Frühsommermonate herumstreifende Weibchen immer auf Jagd und kümmerten sich nicht um die Männchen. Satte Weibchen, die ohne Beutefangintentionen herumliefen, konnten nicht beobachtet werden. Die Tiere waren jedoch im Freien zu wenig unter Kontrolle zu halten. Die Möglichkeit, daß auch satte Weibchen eine

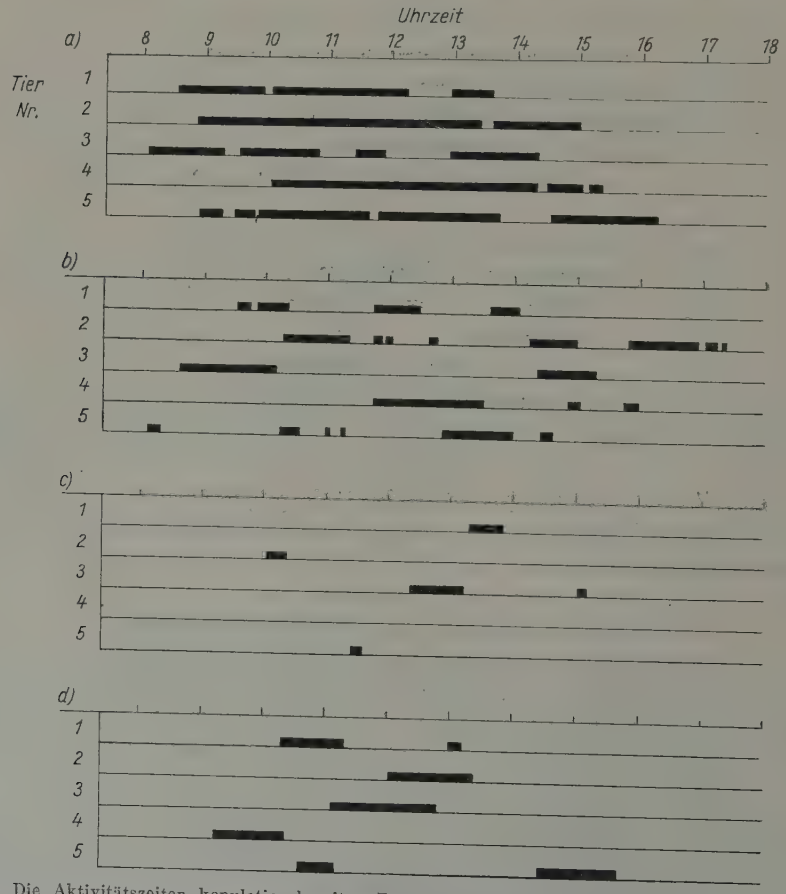


Abb. 6. Die Aktivitätszeiten kopulationsbereiter *Epiblemum*-Weibchen zur Balzzeit unter verschiedenen Versuchsbedingungen. a) Hungrige Tiere (1. Versuchstag), b) satte Tiere (3. Versuchstag), c) satte Tiere, Kopulationen (4. Versuchstag) d) satte Tiere, z. T. noch Kopulationen (5. Versuchstag)

gewisse Aktivität entfalten, ist darum nicht auszuschalten. — Es ist fraglich, welche Bedeutung dieser Erscheinung überhaupt beigemessen werden darf. Vielleicht stimuliert das Erscheinen der Weibchen die Männchen, das sexuelle Suchverhalten zu intensivieren.

II. Versuche an Ameisenlöwen (*Euroleon nostras*)

Über das Verhalten des Ameisenlöwen existiert eine umfangreiche Literatur (Doflein 1916, Stäger 1924/25, Bierens de Haan 1925 u. a.). Eine eingehende ethologische Analyse hat vor kurzem Nieboer (1960 u. mündl. Mitt.) durchgeführt. Hier soll nur das Appetenzverhalten interessieren.

Der Ameisenlöwe ist ein „Lauertier". Sein Appetenzverhalten beschränkt sich auf das Einnehmen einer Bereitschaftsstellung. Am Grunde des Trichters, den sich der Ameisenlöwe im trockenen Sand anlegt, sitzt er schräg im Sand eingegraben und lauert auf hereinfallende Beutetiere. Die zangenförmigen Mandibeln sind dann weit geöffnet dem Sandhang des Trichters fest angelegt. Nach Rabaud (1927) sind Erschütterungsreize, wie sie durch die Laufbewegungen kleiner Arthropoden erzeugt werden, auslösender Reiz für das sog. Fangschleudern, mit dessen Hilfe der Ameisenlöwe fliehende Beutetiere von der Trichterwand herunterholt. Der Ameisenlöwe taucht dabei den Kopf mit den halbgeöffneten Mandibeln seitlich in den Sand und biegt den Vorderkörper blitzschnell hoch, wodurch der Sand emporgeschleudert wird. Der Ameisenlöwe vermag die Beute sehr genau zu lokalisieren. Manchmal verläßt er auch den Trichtergrund und verfolgt rückwärtskriechend unter ständigen Fangschleuderbewegungen das Beutetier.

Die Tiere wurden einzeln in größeren Gefäßen, die zur Hälfte mit trockenem Sand gefüllt waren, gehalten und untersucht, und zwar in einem ruhigen, weitgehend erschütterungsfreien Raum (Beleuchtungszeit 6 bis 21 Uhr mit 2 Leuchtstoffröhren, 60 W). Während der Hellphase betrug die Temperatur konstant 27 °C, in der übrigen Zeit 18 bis 20 °C. Die Beobachtung des Appetenzverhaltens wurde auf die Zeit von 8 bis 18 Uhr begrenzt.

Das dem Einnehmen der Lauerstellung vorausgehende Trichterbauen soll hier nicht berücksichtigt werden. Dieses stellt einen besonderen Handlungskomplex mit eigenem Appetenzverhalten dar (Herumkriechen und Suchen des geeigneten Bauplatzes).

Um zu prüfen, ob der Ameisenlöwe in seiner Lauerstellung wirklich fangbereit ist, wurde in bestimmten Abständen durch Erzeugen von Erschütterungsreizen (Bestreichen der Trichterwand mit einer Reizborste) das Fangschleudern einige Male ausgelöst. Der Ameisenlöwe behält nämlich u. U. seine Lauerstellung bei, ohne wirklich fangbereit zu sein (z. B. Erstarren bei tieferen Temperaturen).

Etwa 12 Ameisenlöwen der Species *Euroleon nostras* wurden nach 14tägiger Hungerzeit täglich auf die Bereitschaftsstellung hin kontrolliert. Am ersten Tag befanden sich die Tiere (ohne Beeinflussung) während der gesamten Beobachtungszeit in Bereitschaftsstellung. Auf Beutereize reagierten sie sofort. Am folgenden Tag wurde bei allen Tieren zweimal — mit einem vierstündigen Intervall — das Fangschleudern ermüdet. Wie bei den Versuchen an Springspinnen sollte auch hier geprüft werden, ob die Er-

müdung einer Instinkthandlung einen Einfluß auf das Appetenzverhalten desselben Funktionskreises — hier also die Bereitschaftsstellung — ausübt. Das Fangschleudern wurde mit einer Reizborste so oft ausgelöst, bis die Reaktion ausblieb. Die Ermüdung hatte auch hier keinerlei Einfluß auf das Appetenzverhalten, d. h. auf das Einnehmen der Lauerstellung. Auch unmittelbar nach dem völligen Ausbleiben des Fangschleuderns saßen die Ameisenlöwen mit gespreizten Mandibeln am Grunde ihres Trichters. Schon ein bis zwei Stunden nach der Ermüdung reagierten die Ameisenlöwen auf die ersten Erschütterungsreize wieder genauso heftig wie vorher, während die Erholung des Fangschleuderns, gemessen an der Zahl der auslösbaren Reaktionen, in 24 Stunden noch nicht vollständig ist.

Als besonderes Problem sei hier die „Trichterbaustimmung" erwähnt. Wenn die Trichter durch zahlreiche Fangschleuderbewegungen zerwühlt waren, zeigten die Ameisenlöwen eine verstärkte Tendenz zum Bauen. Sie reagierten plötzlich nicht mehr auf die Reize mit Fangschleudern, sondern begannen, den Trichter zu säubern. Besonders bei fortschreitender Ermüdung des Fangschleuderns war dieses Verhalten zu beobachten. Es gelang dann nur schwer, die Tiere wieder durch erneutes Reizen zu Fangschleuderbewegungen zu veranlassen.

In einer weiteren Versuchsserie prüften wir die Wirkungen einer schwachen Fütterung auf das Appetenzverhalten des Ameisenlöwen. Wenn die Tiere die Beute ausgesogen und den Trichter wieder gesäubert hatten, nahmen sie sofort wieder die Lauerstellung ein. Diese wird also durch eine schwächere Fütterung nicht beeinflußt. Es zeigte sich aber in vielen Fällen, daß die durch das Fangen und Fressen der Beute mehr oder weniger versandeten Trichter oft erst nach vielen Stunden wieder aufgebaut wurden. Eine schwächere Fütterung scheint also bereits eine dämpfende Wirkung auf die Trichterbaustimmung auszuüben.

Nach einer Sattfütterung steckten die Ameisenlöwen irgendwo im Sand ohne Bereitschaftsstellung; die Trichter wurden erst nach vielen Tagen wieder aufgebaut. Die Beute wurde bei diesen Versuchen den Tieren so geboten, daß Fangschleuderbewegungen kaum ausgelöst wurden. Es hängt demnach die Bereitschaft zum Beutefang und zum Trichtersäubern im wesentlichen vom Hungertrieb ab.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß das Suchverhalten der *Epiblemum*-Weibchen im Spätsommer nur durch den Hungertrieb als endogenen Faktor bestimmt wird, nicht durch eine Stauung der Beutefanghandlungen. Entsprechendes gilt für die Lauerstellung des Ameisenlöwen. In der Balzzeit zeigen hungrige *Epiblemum*-Männchen im wesentlichen Beutesuchverhalten, satte dagegen ein sexuell getöntes Suchen, das durch eine Ermüdung des Liebestanzes nicht beeinflußt wird. Auch satte *Epiblemum*-Weibchen sind zu dieser Jahreszeit aktiver.

Schrifttum

Aschoff, J.: Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z. Tierpsychol. **15** (1958) 1—30.

— und J. Meyer-Lohmann: Die Aktivität gekäfigter Grünfinken im 24-Stunden-Tag bei unterschiedlicher Lichtzeit mit und ohne Dämmerung. Z. Tierpsychol. **12** (1955) 254—265.

Baerends, G. P.: Der Aufbau des tierischen Verhaltens. Hdb. Zool. 8 (1956) 1—32.

Barnett, S. A.: Behaviour components in the feeding of the wild and laboratory rats. Behaviour **9** (1956) 24—43.

Bierens de Haan, J. A.: Reflex und Instinkt beim Ameisenlöwen. Biol. Zbl. **44** (1925) 657—667.

Bünning, E.: Die physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1958.

Darchen, R.: Stimuli nouveaux et tendance exploratrice chez Blattella germanica. Z. Tierpsychol. **12** (1955) 1—11.

Dethier, V. G., and D. Bodenstein: Hunger in the blowfly. Z. Tierpsychol. **15** (1958) 129—140.

Doflein, F.: Der Ameisenlöwe. Jena 1916.

Evans, D. R., and L. B. Brown: The physiology of hunger in the blowfly. Amer. Midland Natural. **64** (1960) 282—300.

Hinde, R. A.: Ethological models and the concept of drive. Brit. J. Philos. Sci. **6** (1956) 321—331.

— Unitary drives. Anim. Behav. **7** (1956) 130—141.

Inhelder, E.: Zur Psychologie einiger Verhaltensweisen — besonders des Spiels — von Zootieren. Z. Tierpsychol. **12** (1955) 88—144.

Leyhausen, P.: Verhaltensstudien an Katzen. Z. Tierpsychol. Suppl. II (1956).

Lorenz, K.: Über die Bildung des Instinktbegriffs. Naturwiss. **25** (1937) 289—300.

— Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den letzten 12 Jahren. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Freiburg/Br. (1952) 36—58.

Montgomery, K. C.: The effect of the hunger and thirst drives upon exploratory behaviour. J. comp. physiol. Psychol. **46** (1953) 315—319.

Nieboer, H. J.: Ethological observations on the ant-lion (Euroleon nostras Fourcroy, Neuroptera). Arch. Neerl. Zool. **13** (1960) 609—611.

Precht, H.: Über das angeborene Verhalten von Tieren. Versuche an Springspinnen (Salticidae). Z. Tierpsychol. **9** (1952) 207—230.

— Triebbedingtes Verhalten bei Tieren. Z. exper. angew. Psych. **7** (1960) 198—210.

— und G. Freytag: Über Ermüdung und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Behaviour **13** (1958) 143—211.

Rabaud, E.: Etude biologique des larves de quelques Planipennes. Bull. Biol. France Belg. **61** (1927) 433—499.

Stäger, R.: Studien am Ameisenlöwen. Biol. Zbl. **45** (1925) 65—93.

Tinbergen, N.: Instinktlehre. Berlin und Hamburg 1956.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel,
Abteilung für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie

Beobachtungen und Versuche zum Revier- und Sexualverhalten von *Epiblemum scenicum* Cl. und *Evarcha blancardi* Scop (*Salticidae*)

Von

Alfred Plett[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 22. Mai 1962)

Über das Fortpflanzungsverhalten der Salticiden liegt eine Reihe tierpsychologischer und sexualbiologischer Arbeiten vor (Peckham 1889, 1890, Gerhardt 1921, Dahl 1926, Bristowe 1929). Eine verhaltensphysiologische Untersuchung der Balz einiger tropischer Salticiden führte Crane (1949) durch. Am Kieler Zoologischen Institut wurde besonders die Zebraspringspinne *Epiblemum scenicum* (= *Salticus scenicus*) näher untersucht. Drees (1952), Precht (1952), Precht und Freytag (1958) analysierten u. a. die Balz und führten Ermüdungsversuche durch. Es wurden aber bei diesen Untersuchungen einzelne Verhaltenselemente wie das Drohwinken und der Kampf der Männchen noch nicht berücksichtigt; auch die Frage des Revierverhaltens blieb offen. Es war meine Aufgabe, diese Lücken zu schließen. Zu Vergleichszwecken wurde die verwandte Art *Evarcha blancardi* beobachtet.

1. Das Aufsuchen der Wohngespinste

Epiblemum scenicum wurde in großen, flachen, senkrecht stehenden Kästen gehalten, deren Vorderwand aus einer Glasscheibe bestand. Um die Wohngespinste kontrollieren zu können, durchbohrte ich an vielen Stellen die etwa 1 cm dicken Seitenwände der Kästen und steckte kurze, passende, auf beiden Seiten offene Glasröhrchen hinein, die innen mit der Kastenwand abschlossen und deren außen herausragende Enden mit einem Stück Gummischlauch gegen einen Lichteinfall geschützt und mit einem Wattebausch verstopft waren. Da die Kästen außer diesen Röhren keine Versteckmöglichkeiten boten, bauten alle Spinnen ihre Wohngespinste in den Glasröhrchen. Diese konnte man von außen herausziehen und die Wohngespinste gut beobachten.

Epiblemum scenicum legt nicht nach jeder Aktivitätsperiode ein neues Wohngespinst an, sondern benutzt vorzugsweise bereits vorhandene. Diese Beobachtung konnte sowohl in den Versuchskästen als auch draußen an der Mauer gemacht werden. Es galt nun festzustellen, ob die Spinne immer dasselbe von ihr verfertigte Wohngespinst aufsucht oder wahllos auch fremde benutzt, ob *Epiblemum* also ein Areal, ein „Revier", hat mit einem festen Wohnplatz als Mittelpunkt oder ob sie „vagabundiert".

[1] Dr. Alfred Plett, Zoologisches Institut, Kiel, Hegewischstr. 3.

Crane (1949) berichtet, daß einige tropische Salticiden immer wieder in ihr eigenes Wohngespinst zurückkehren. *Epiblemum scenicum* soll nach Gerhardt (1921) bei Haltung im Labor ihre Ruhezeit in dem Wohngespinst verbringen, das sie zufällig findet. Ich konnte diese Beobachtung an meinen gefangen gehaltenen Tieren bestätigen. Sie benutzten wahllos die verschiedenen Wohngespinste. Es konnte sogar vorkommen, daß große, kräftige Weibchen bei Mangel an Wohnröhren Artgenossen aus bereits besetzten Schlupfwinkeln vertrieben und selber hineinkrochen.

Frei an der Mauer lebende Spinnen wurden mit Farbtupfen auf dem Abdomen markiert. Es zeigte sich, daß die Tiere nach langen Streifzügen in Wohngespinste schlüpften, die manchmal weit von den in der vorhergehenden Ruheperiode benutzten entfernt lagen. Für Männchen in der Balzzeit besitzen Wohnröhren eine positive Tönung. Sie legen auf der Suche nach Gespinsten, die von einem Weibchen besetzt sind, oft große Strecken zurück. Bei ihnen ist eine Heimkehr ins eigene Nest sowieso nicht zu erwarten.

Das Vermögen, zum Ausgangsort zurückzukehren, würde den Tieren keinen besonderen biologischen Vorteil bieten, da die Gespinste nur als Ruheplatz dienen. Von irgendeinem Revierverhalten kann selbst in der Fortpflanzungszeit nicht die Rede sein. *Epiblemum scenicum* führt eine vagabundierende Lebensweise.

Die Springspinne *Evarcha blancardi* baut keine Wohngespinste. Sie lebt im Heidekraut und verkriecht sich in der Ruheperiode in der Streuschicht des Bodens, während sie sich in der Aktivitätszeit in der oberen Region des Heidekrautes aufhält. Für diese Art dürfte darum ebenfalls kein Revierverhalten bestehen.

2. Winken — Liebestanz — Drohen

Das Winken besteht bei *Epiblemum* aus einem rhythmischen Heben und Senken der Vorderbeine und ist eine nur den Männchen eigene Instinkthandlung; Weibchen winken nicht. Bereits Männchen im vorletzten Häutungsstadium zeigen gegenüber Artgenossen gelegentlich dieses Verhalten. Das Winken reift also vor der eigentlichen Fortpflanzungszeit. Die erste Reaktion eines sexuell gestimmten Männchens bei Begegnungen mit Artgenossen ist grundsätzlich das Winken. Ein Männchen antwortet mit Winken und weist sich damit als Geschlechtsgenosse aus; ein Weibchen reagiert nur mit Zuwendung oder Flucht.

a) Winken — Liebestanz

Trifft ein balzfreudiges *Epiblemum*-Männchen auf ein Weibchen, so beginnt es nach einleitendem Winken alsbald mit dem Liebestanz (Abb. 1). Mit erhobenen Vorderbeinen bewegt es sich im Zickzacktanz auf das Weibchen zu. Dieses wendet sich bald ab, und das Männchen folgt ihm tanzend. Die seitlichen Ausschläge werden dabei immer knapper. Zur Kopulation

kommt es auf der Fläche jedoch fast nie. Das Weibchen sucht meist das Weite. Erst wenn es nicht mehr ausweichen kann, vermag das Männchen durch das Papillentrillern das Weibchen in Starre zu versetzen und die Kopulation zu vollziehen. Sperrt man ein Pärchen in ein Reagenzglas und verkleinert den Raum durch Hineinschieben eines Wattebausches, bis die Partner sich nicht mehr ausweichen können, kommt es oft zur Kopulation. Im Freien ist der Ort der Kopulation wohl immer die Wohnröhre des Weibchens.

Abb. 1. Der Liebestanz des *Epiblemum*-Männchens

Bei *Evarcha blancardi* sind die Geschlechter durch einen ausgeprägten Größenunterschied gekennzeichnet. Die Weibchen sind plump und greifen Artgenossen leicht an, die Männchen dagegen sind kleiner und zierlicher. Wird ein hungriges Weibchen von einem Männchen angebalzt, so heftet es sogleich mit zitternden Bewegungen des Abdomens einen Faden an den Boden und setzt zum Sprunge an. Das Männchen weicht daraufhin unter ständigem Winken zurück und flieht. Auf sattere Weibchen dagegen scheint das Winken eine Wirkung auszuüben. Sie wenden sich oft ohne Angriffsintentionen dem tanzenden Männchen zu, das schließlich mit einem weiten Sprung auf dem Rücken des Weibchens landet und es mit Palpentrillern in Akinese versetzt. Zuweilen springt ein zweites Männchen hinzu und versucht, sich an der Kopulation zu beteiligen.

Es ist anzunehmen, daß so auffällige Verhaltensweisen wie Winken und Liebestanz die Kopulationsbereitschaft des Weibchens steigern. Für satte *Evarcha*-Weibchen dürfte dies sicherlich zutreffen. Dagegen bleibt die Bedeutung der Balzhandlungen bei *Epiblemum* etwas rätselhaft, da es draußen auf der Fläche kaum zu einer Kopulation kommt. Die Vermutung, daß die Männchen mit ihrem Liebestanz die umherstreifenden Weibchen veranlassen,

ein Wohngespinst aufzusuchen, konnte durch keine Beobachtung bestätigt werden.

Weiterhin ist zu prüfen, ob das Winken bei *Epiblemum* auch eine hemmende Wirkung auf aggressive, hungrige Weibchen hat. Die Frage ist bei dieser Art schwierig zu entscheiden, weil selbst hungrige Weibchen Artgenossen kaum angreifen. DREES (1952) imitierte das Winken mit einfachen Attrappen, deren stäbchenförmige, beinartige Anhänge auf und ab bewegt werden konnten. Weibchen, die zunächst Beutefangverhalten einleiteten, stoppten beim Einsetzen des Winkens. Die zunächst als Beuteobjekt angesehene Attrappe dürfte durch das Winken wie ein Männchen wirken und damit eine Hemmung auf das Weibchen ausüben. Ein solcher zusätzlicher Schutz ist für die Männchen durchaus sinnvoll, weil sie sich in der Balzzeit immer wieder den Weibchen zu nähern versuchen und sich dabei oft in einer Stellung befinden, die den Weibchen das Erkennen des Artgenossen nach anderen Merkmalen (z. B. dem gestreiften Abdomen) erschwert.

Für hungrige *Evarcha*-Weibchen besteht diese Hemmwirkung nicht; sie greifen Artgenossen oft an.

b) Winken — Drohen — Kampf

Betrachten wir jetzt den Fall, daß ein Männchen auf der Suche nach einem Weibchen einem anderen Männchen begegnet. Befindet sich dieses auf Beutesuche oder ist es nicht in Balzstimmung, wendet es sich ab oder flieht nach kurzem Antwortwinken. Sind aber beide in sexueller Stimmung, so geht das Winken in Drohen über. Die Extremitäten, insbesondere die Vorderbeine, werden stärker gespreizt, die Klauen der Cheliceren herausgeklappt und die Cheliceren selbst ebenfalls stärker gespreizt, bis sie schließlich eine Gerade bilden und die Klauen senkrecht abstehen. Dies geschieht, während die Tiere gleichzeitig direkt, ohne irgendwelche Zick-Zack-Bewegungen wie beim Liebestanz, aufeinander losgehen, bis sich die Cheliceren frontal berühren. Ineinander verzahnt versucht schließlich jedes Tier das andere vor sich herzuschieben, bis eines von beiden sich löst und flieht, ein Stück weit vom anderen verfolgt.

Sehr häufig kann man den Kampf beobachten, wenn ein Männchen vor einem Weibchen balzt und ein zweites Männchen hinzukommt und ebenfalls mit dem Liebestanz beginnt. Die Situation kann man in einer Versuchsarena mit einer Weibchenattrappe und zwei Männchen leicht herstellen. Die Anwesenheit des Weibchens stimuliert die Männchen offensichtlich so stark, daß die Tiere in höchste Kampfstimmung geraten.

Schließlich findet fast regelmäßig ein Kampf statt, wenn ein Männchen auf Weibchensuche ein Loch inspiziert, in dem sich bereits ein kopulierendes Pärchen befindet. Der Eindringling bearbeitet die Wohnröhre mit Vorderbeinen und Palpen, worauf das gestörte Männchen herauskommt und sich mit Drohwinken auf das in Drohstellung neben dem Loch wartende Tier stürzt. Der Sieger, und das kann sowohl der Eindringling als auch der Ge-

störte sein, kriecht ins Loch, um die Kopulation fortzusetzen. Zuweilen vergessen beide Tiere den Anlaß des Kampfes und lassen die Wohnröhre mit dem Weibchen im Stich.

Bei *Evarcha* beobachtet man beim Zusammentreffen zweier Männchen meist nur ein heftiges Winken. Zuweilen sieht man auch ein Männchen winkend auf ein anderes zurennen. Einen Kampf habe ich jedoch nie gesehen, ein solcher wird auch in der Literatur nicht erwähnt.

Das Balz- und Drohverhalten der Salticiden ist erstmalig von den Peckhams (1889, 1890) beschrieben und im Sinne der Selektionstheorie gedeutet worden. Bristowe (1929) faßt den Kampf der *Epiblemum*-Männchen dagegen als fehlgeleitete Balz auf: „When males are placed together they take up the normal courting attitude and advance towards one another with jaws wide open pushing each other. — Battles do not result from rivalry, but that they are due to mistaken identity." Die Ansicht, der Kampf sei als fehlgeleitete Balz aufzufassen, ist sehr fragwürdig. Alles deutet darauf hin, daß die Männchen ihren Geschlechtsgenossen an dessen Winken erkennen, was dann echtes Drohen und Rivalenkampf zur Folge hat.

c) Zusammenhänge zwischen Liebestanz und Drohen bzw. Kampf

Bietet man einem *Epiblemum*-Männchen eine optimale Weibchenattrappe dar, beginnt es nach dem Winken mit dem Liebestanz (Abb. 1). Manchmal muß man die Attrappe des öfteren vorführen, bevor das Männchen einklinkt. Zieht man die Attrappe fort, folgt das Männchen im Tanzrhythmus längere Zeit, bis es sich abwendet. Ein erneutes Vorführen löst wiederum Tanzen aus, schließlich erfolgt außer einer Zuwendung keinerlei Reaktion mehr. Damit haben wir den Liebestanz „ermüdet" (Precht und Freytag 1958). Auffallend war nun, daß gegen Ende des Liebestanzes, kurz bevor die endgültige Ermüdung eintrat, der Liebestanz oft in Drohen umschlug. Besonders wenn man in dieser Phase die Attrappe mehrfach auf das Männchen zu bewegte, konnte man diese Reaktion erzeugen, u. U. sogar Kampfintentionen auslösen. Die beiden Instinkthandlungen zugrunde liegenden Stimmungen können offenbar sehr leicht ineinander umschlagen. Dasselbe berichtet Crane (1949) von tropischen Salticiden.

Precht und Freytag ermüdeten den Liebestanz von *Epiblemum* und ermittelten nach verschiedenen Zeitintervallen die Dauer des erneut auslösbaren Liebestanzes. (L_0—L_1: L_0 ist die Zeitdauer des bis zur Ermüdung ausgelösten Liebestanzes, L_1 die Erholungsrate nach bestimmten Intervallen.) Für das zweistündige Intervall betrug die Erholung 60%. Um jetzt den Einfluß des Drohwinkens auf die Ermüdung des Liebestanzes zu prüfen, löste ich während des zweistündigen Intervalls so oft wie möglich Drohen (D) aus: $L_0\ D\ L_1$. Als Attrappen dienten auf feine Stahlplättchen geklebte, frisch getötete Männchen; die Vorderbeine wurden mit dünnen Drähten gespreizt gehalten. Abb. 2 zeigt, daß die ermittelten Werte alle erheblich unter der Kontrolle L_0—L_1 liegen. Es hat also das im Intervall ausgelöste Drohen

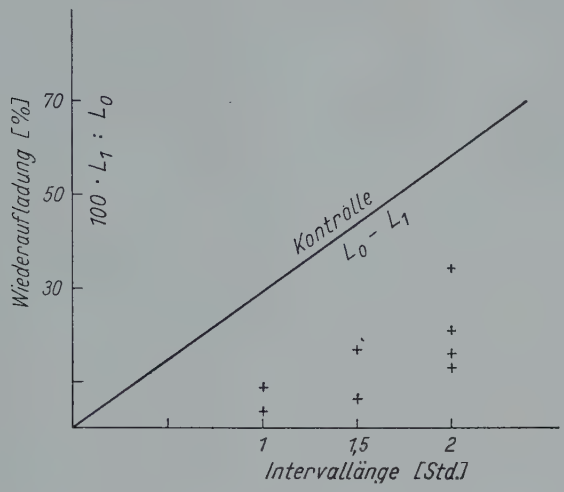


Abb. 2. L_0 *D* L_1. Zeitliche Wiederaufladung des Liebestanzes. Im Erholungsintervall wurde so oft wie möglich Drohwinken ausgelöst. Kontrolle: Unbeeinflußte Wiederaufladung des Liebestanzes (Versuchstier: *Epiblemum scenicum*)

die Wiederaufladung des Liebestanzes beeinträchtigt. PRECHT und FREYTAG untersuchten die Zusammenhänge zwischen Liebestanz, Palpentrillern und Kopulation mit derselben Methode. Dabei ergab sich keine Beeinflussung der Handlungen untereinander. Doch können Drohen und Liebestanz derart leicht miteinander abwechseln, daß hier die ermittelten Zusammenhänge nicht überraschen.

Zusammenfassung

Die Springspinne *Epiblemum scenicum* verbringt ihre Ruhezeit in selbstgefertigten oder in zufällig gefundenen Wohngespinsten von Artgenossen. Ein Revierverhalten fehlt. — *Evarcha blancardi* baut keine Wohngespinste.

Zur Balzzeit winken Salticiden-Männchen gegenüber Artgenossen mit den Vorderbeinen. Bei Begegnung mit Weibchen geht das Winken dann in den Liebestanz über. Die Möglichkeit einer den Beutefang hemmenden Wirkung des Winkens auf das Weibchen wird für beide Arten diskutiert.

Zwischen sexuell gestimmten Männchen geht das Winken häufig in Drohen über. Bei *Epiblemum*-Männchen enden Begegnungen dabei oft mit einem Kampf, besonders in folgenden Fällen: 1. Zwei Männchen begegnen einander bei der Weibchensuche. 2. Zwei Männchen balzen dasselbe Weibchen an. 3. Ein Männchen inspiziert auf Weibchensuche ein Loch, in dem sich bereits ein kopulierendes Pärchen befindet.

Ermüdet man den Liebestanz von *Epiblemum*-Männchen und löst im Intervall so oft wie möglich Drohwinken aus, so ist die prozentuale Wiederaufladung geringer als bei unbeeinflußter Erholung.

Schrifttum

Bristowe, W. S.: The mating habits of spiders, with special reference to the problems surrounding sex dimorphism. Proc. Zool. Soc. London (1929) 309—358.

Crane, J.: Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part IV. Zoologica (New York) **34** (1949) 159—214.

Dahl, F.: Spinnentiere oder Arachnoidea. I. Springspinnen (Salticidae). Die Tierwelt Deutschlands (1926).

Drees, O.: Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Z. Tierpsychol. **16** (1952) 169—207.

Gerhardt, U.: Vergleichende Studien über die Morphologie der männlichen Taster und die Biologie der Kopulation der Spinnen. Arch. Naturgesch. **87** (1921) 125—137.

Peckham, G. W. and E. G.: Observations on sexual selection in spiders of the family of Attidae. Occ. Papers Wisconsin Nat. Hist. Soc. **1** (1889).

— Additional observations on sexual selection in spiders of the family Attidae. Occ. Papers Wisconsin Nat. Hist. Soc. **1** (1890) 117—151.

Precht, H.: Über das angeborene Verhalten von Tieren. Versuche an Springspinnen (Salticidae). Z. Tierpsychol. **9** (1952) 207—230.

— Triebbedingtes Verhalten bei Tieren. Z. exper. angew. Psych. **7** (1960) 198—210.

— und G. Freytag: Über Ermüdung und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Behaviour **13** (1958) 143—211.

Das Osteocranium von *Acanthophthalmus semicinctus* Fr.-Br. (Cyprinoidea, Cobitidae)

Von

Werner von Filek[1]

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 10. April 1962)

Einleitung

Seit Sagemehls klassischer Monographie (1891) über den Schädelbau der Cyprinoiden, in der auch die Familie Cobitidae durch die Untersuchung von sechs Gattungen Berücksichtigung fand, erschienen nur vereinzelte Publikationen über die Anatomie des Cobitidencraniums. So sind hier vor allem Chranilov (1927) und Ramaswami (1953) zu nennen. Besonders hervorzuheben ist die Arbeit von Ramaswami, da auf Grund seiner Untersuchungen eine neue systematische Übersicht über die Familie durch S. L. Hora aufgestellt wurde. Dieser Übersicht waren „Schlüssel" von Regan (1911) und Berg (1940) vorangegangen. Ersterer teilte die Cobitidae vor allem auf Grund der unterschiedlichen Ausbildung des „Mesethmoids" in zwei Gruppen; letzterer auf Grund mehrerer osteologischer Charakteristika in drei schon von Chranilov vorgeschlagene Unterfamilien: Cobitini.

[1] Dr. W. von Filek, 1. Zool. Inst., Universität Wien, Wien 1, Luegerring 1.

Botiini, Nemachilini. HORA (im Anschluß an RAMASWAMI 1953) schließlich faßt folgendermaßen zusammen:

"Systematics of the fishes of the family Cobitidae.

(1) The Cobitidae, in spite of divergences necessitating grouping in three divisions, is a monophyletic family.

(2) The Section Cobitini forms a composite group in which *Acanthopsis, Acanthophthalmus* and *Lepidocephalichtys* differ from *Cobitis, Somileptes* and *Misgurnus* in lacking epiotics and subtemporal fossae.

(3) The genus *Adiposia* Annandale and Hora is craniologically a *Nemachilus* though in the development of an adipose dorsal it shows a physiological adaptation to the conditions under which it lives.

(4) The genus *Diplophysa* Kessler is, like *Adiposia,* craniological a *Nemachilus* though in the development of a second free air-bladder it shows an adaptation to the conditions of life in deeper waters.

(5) As the presence or absence of a dorsal fin is a generic character among the Siluroids and other groups of fishes, *Adiposia* should not be suppressed but retained as a distinct genus under Nemachilini. There is, however, no justification to raise it to the rank of a family as was done by JORDON.

(6) *Diplophysa* should also be regarded as a separate genus on the character of a second air-bladder free in the abdominal cavity besides the original bladder enclosed in bone."

Die Gattung *Acanthophthalmus* wird erstmals bei RAMASWAMI (1953) genauer behandelt. Allerdings beschränkte RAMASWAMI seine Untersuchungen auf eine einzige Art — *Acanthophthalmus pangia* (Ham. Buch.) — und generalisierte seine Ergebnisse auf die gesamte Gattung. Obgleich er auf Grund starker Variabilität des Schädels der Cobitini meint: „... the group appears to be polyphyletic", scheint er bei *Acanthophthalmus* einen monophyletischen Gattungscharakter anzunehmen. Da jedoch die Berechtigung zu einem solchen Schluß weder durch einheitliche äußere Merkmale noch durch entsprechendes Vergleichsmaterial gegeben ist, ist dieser abzulehnen.

Die folgenden Untersuchungen sollen nicht nur der Beschreibung des Osteocraniums von *Acanthophthalmus semicinctus* gewidmet sein und vergleichend *Acanthophthalmus pangia* miteinbeziehen, sondern sollen auch beitragen zu einer genaueren, systematischen Einordnung der *Acanthophthalmus*-Arten, von deren zur Zeit noch künstlichen Gattungszusammenschluß ich überzeugt bin.

Ich habe mich bemüht, die Terminologie nach den neuesten Erkenntnissen auszurichten und die Synonyme anzuführen.

Die Untersuchungen (ermöglicht durch ein Forschungsstipendium des Bundesministeriums für Unterricht, Wien) wurden sowohl an Mikrotomschnitten (längs und quer) als auch an Totalpräparaten durchgeführt. Letztere wurden mit Alizarin angefärbt. Die Arbeit entstand im 1. Zoologischen Institut der Universität Wien, dessen Vorstand, Univ.-Prof. Dr. WILHELM MARINELLI, ich an dieser Stelle für seine Unterstützung herzlich danken möchte.

Ethmoidregion: Das knöcherne Ethmoid (ETH., Abb. 1, 4) = Mesethmoid: Berg 1940 liegt als vertikale Platte zwischen den beiden Nasengruben, die es voneinander trennt. Im anterioren Teil ist das Ethmoid nach dorsal zu einer Spitze ausgezogen. Mit dem Ethmoid beginnt der extrem

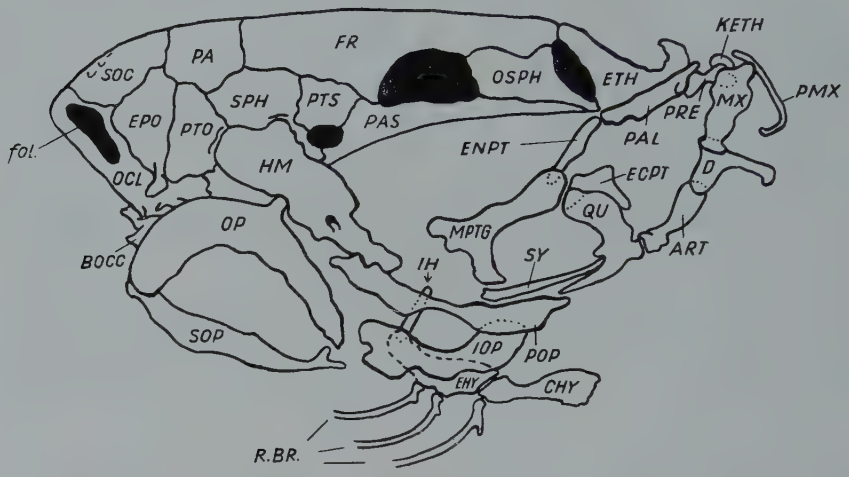


Abb. 1. *Acanthophthalmus semicinctus:* Osteocranium, Lateralansicht. ETH. LAT. entfernt. CHY und EHY etwas hervorgeklappt

bewegliche Vorderabschnitt des dadurch charakterisierbaren Cobitini-Schädels. Am posterioren Rand des Ethmoids sind ein oberer und ein unterer nach hinten ziehender Fortsatz ausgebildet. Der obere endet zwischen den Frontalia, wo er mittels Bändern an diesen befestigt ist, während der untere, etwas dorsoventral abgeflachte Fortsatz zwischen Orbitosphenoidea und Parasphenoid — die beiden Elemente sind in ihrem Anteriorteil nicht aneinandergelegt — hineinragt. Durch Muskel ist er sowohl an den Orbitosphenoidea als auch am Parasphenoid befestigt (Abb. 4). Der Praevomer, noch bei Berg (1958) fälschlich als Vomer bezeichnet, der mit dem Ethmoid anterior verwachsen ist, bildet mit seinem posterioren Abschnitt einen dritten Fortsatz. Dieser ist ebenfalls etwas dorsoventral abgeflacht und endet zugespitzt unter dem Parasphenoid, dem er aber nicht anliegt. Zwischen Praevomer und dem anterioren Ende des Parasphenoids besteht eine muskulöse Verbindung. Die Verschmelzungsstelle des Praevomer mit dem Ethmoid ist stark verbreitert. Ein Vorhandensein von selbständigen Septomaxillaria — wie sie Sagemehl (1891) z. B. bei *Cyprinus* beschrieb — konnte nicht nachgewiesen werden. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß Sagemehl die Verdickungen an der Verschmelzungsstelle Ethmoid-Praevomer als selbständige Elemente ansah. Diese anterioren Verbreiterungen des Ethmopraevomer — diese Bezeichnung führte Ramaswami (1953) für die vereinigten Elemente Ethmoid-Praevomer ein — sind dorsolateral von Knorpelmasse überzogen und bilden ein Gelenk für die Praeethmoidea.

Die posterioren Fortsätze des Ethmopraevomer stellen eine Art Aufhängeapparat dar, der die Auf- und Abwärtsbewegung des internasalen Abschnittes nicht nur ermöglicht, sondern auch limitiert. Seitliche Verschiebungen sind ebenfalls möglich. Diese besonders starke Beweglichkeit des inter- und praenasalen Schädelabschnittes von *Acanthophthalmus semicinctus* ist zum Teil auch durch die vollständige Reduktion des Nasendaches — Supraethmoid — zu erklären.

Dem Ethmopraevomer eng an liegen die paarigen Autopalatina (PAL., Abb. 1)[2]. Sie lassen einen kräftigen, leistenartigen Medialteil und einen dünnen, platten Lateralteil erkennen. Das posteriore Ende der Autopalatina ist abgestumpft, etwas verdickt und bietet den stabförmigen Entopterygoidea Ansatzmöglichkeit. Mit dem Ethmopraevomer sind die Autopalatina an einer Stelle verbunden: eine synchondrale Verbindung dorsal vom verdickten Anteriorteil des Ethmopraevomers. Dem anterioren Abschnitt der Autopalatina liegen von ventral die paarigen Praeethmoidea an. Eine gelenkige Verbindung zwischen diesen beiden Knochen besteht nicht. Die Autopalatina haben an der Beweglichkeit der Ethmoidregion keinerlei Anteil; vielmehr sind sie durch ihre relativ enge Verbindung mit dem Ethmopraevomer in den Bewegungen diesem untergeordnet.

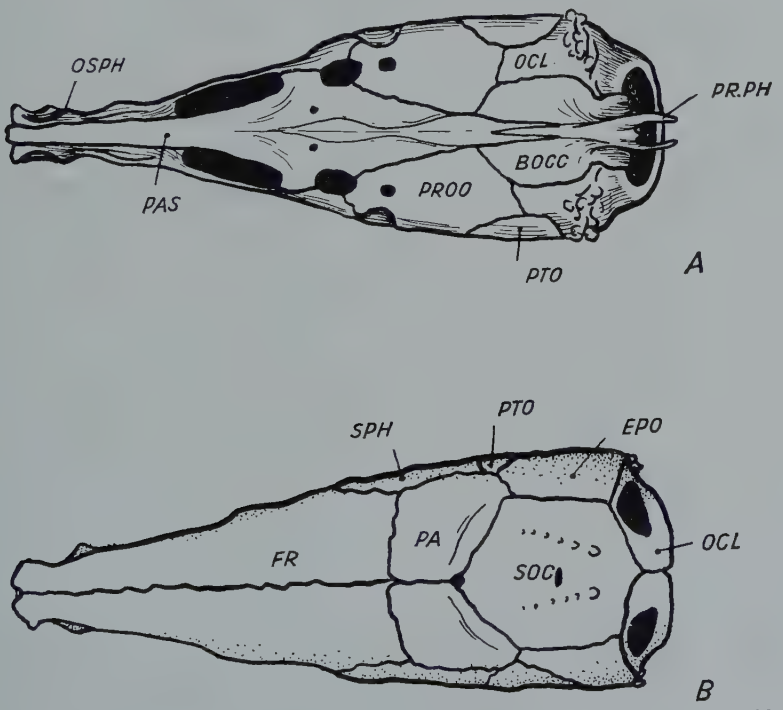


Abb. 2. *Acanthophthalmus semicinctus:* Osteocranium, A Ventralansicht, B Dorsalansicht

[2] Bedingt durch ihren funktionellen Zusammenhang wurden die Autopalatina in die Beschreibung der Ethmoidregion eingeschlossen.

Die Praeethmoidea (PRE., Abb. 1) = Submaxillaria: CHRANILOV (1927) sind kurze, paarige, zylindrische Knochen und besitzen außer einem posterioren, etwas erhabenen Teil, welcher von ventral an die Autopalatina heranreicht, noch eine posteriore Gelenkungsfläche. Hier artikuliert das Praeethmoid mit dem anterioren, ventralen Teil des Ethmopraevomer. Ein weiteres Gelenk befindet sich am anterioren Ende der Praeethmoidea. Dieses nimmt einen kleinen medialen Höcker der Maxillaria in sich auf und schließt somit auch diese Knochen in den komplizierten Bewegungsmechanismus ein. Überhaupt können die Praeethmoidea als die Knochen bezeichnet werden, die für die Auf- und Abwärtsbewegung des Apparates die wichtigste Rolle spielen. Sie sind bei *Acanthophthalmus semicinctus* wie auch bei *A. pangia* stets in der Zweizahl vorhanden und nie in mehrere Elemente geteilt, wie dies bei Noemacheilinae und Botiinae der Fall zu sein scheint. Der anteriore Teil der Praeethmoidea besitzt noch eine niedrige dorsale Crista, die dem Ansatz von Muskeln dienen dürfte.

Zwischen den beiden Praeethmoidea, bzw. ihrem anterioren Ende, ist das flache ovale Kinethmoid (KETH., Abb. 1) = Rostrale: SAGEMEHL (1891), CHRANILOV (1927) u. a. gelegen. Auf seinen Anteriorteil, der durch eine geringe Verdickung in seiner Mitte verstärkt ist, legen sich die aufsteigenden Äste der Praemaxillaria. Für sie bildet die Verdickung eine Unterlage. Das Kinethmoid ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* zur Gänze verknöchert.

Die Ethmoidalia lateralia (ETH. LAT., Abb. 3 B) = Praefrontalia: CHRANILOV (1927) sind auch bei *Acanthophthalmus semicinctus* wie bei *Cobitis, Botia* u. a. Cobitidae gut ausgebildete, bewegliche Elemente. Ein Teil von ihnen ist als „Unteraugendorn" bekannt. Sie artikulieren mit dem Orbitosphenoid unter teilweiser Einbeziehung auch des Frontales an zwei Punkten (Abb. 3 A) und sind an drei Stellen muskulös verankert. Sie erreichen dorsal knapp die Schädeloberkante. Eine tiefe Grube, die sich dorsal ober- und unterhalb der Grenze zwischen Orbitosphenoid und Frontale befindet, dient nicht nur der Artikulation, sondern gibt auch dem vertikalen Arm der Ethmoidalia lateralia Halt. Neben dem vertikalen Processus besitzen die Ethmoidalia lateralia noch einen anterioren, einen zweizackigen posterioren und einen kleinen knopfartigen medianen Fortsatz. Der größte, der posteriore Processus, reicht bis zum posterioren Rand der Augenbulbi und ist derjenige Abschnitt, der seitlich herausgestreckt werden kann (Unteraugendorn). Der anteriore Fortsatz dagegen ist kurz und ragt anterior ein Stück über das Autopalatinum. Der kleine mediane Processus schließlich paßt in eine Grube an den Basen der Orbitosphenoidea (Abb. 3 A) und stellt den eigentlichen Drehpunkt der Ethmoidalia lateralia dar. Um ihn drehen sich die Dornen nach außen und wieder zurück. Der mediane Fortsatz entspringt ein Stück weiter anterior als der vertikale Processus, ebenso wie die beiden Gruben nicht in einer Senkrechten liegen. Vom anterioren zum posterioren Ende der Ethmoidalia lateralia ist eine leichte S-Krümmung festzustellen (Abb. 3 B).

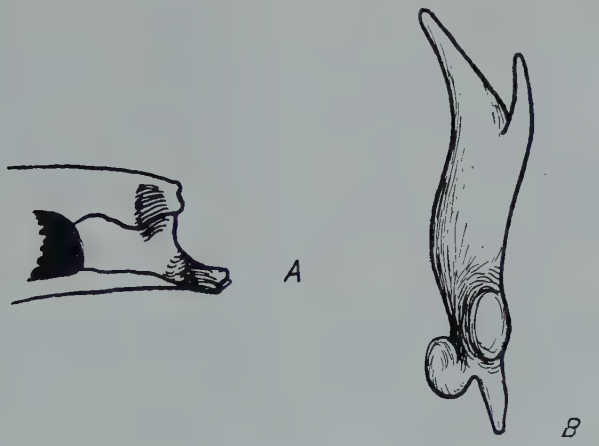


Abb. 3. *Acanthophthalmus semicinctus*: ETH. LAT. A Vertiefung am Frontale und Orbitosphenoid, B Dorsalansicht des linken ETH. LAT.

Orbital- und Oticalregion: Die bei *Acanthophthalmus semicinctus* und auch bei *Acanthophthalmus pangia* zu einem unpaaren Element verschmolzenen Orbitosphenoidea (OSPH., Abb. 1, 2A) bilden nicht nur die laterale Begrenzung des praeorbitalen Abschnittes der Schädelhöhle, sondern spielen auch eine wichtige Rolle bei der Gelenkung sowohl des Ethmopraevomers als auch der Ethmoidalia lateralia. Es ist gut verknöchert und zeigt jederseits neben einer etwa rechteckigen Lamina posterior — die bis zum Anteriorende der Frontalia reicht — eine vertikale, schmälere Lamina anterior, die mit ihrem anterioren Margo etwa das Vorderende des Parasphenoids erreicht.

Dorsal bildet das Orbitosphenoid bzw. dessen Lamina posterior eine Sutur mit den Frontalia; posterior beteiligt es sich an der Begrenzung der Orbitae. Im posterioren Abschnitt sind die Lamina posterior bzw. ihre ventralen Kanten mit dem Parasphenoid verbunden. Anterior oberhalb des Parasphenoids legen sie sich zusammen und verwachsen schließlich ganz. Der anteriore Teil bildet jederseits eine Leiste, die sich um die Seitenkanten des Parasphenoids leicht krümmt. Zwischen den Laminae anteriores ist eine Lamina medialis ausgebildet, die die feste Verbindung zwischen den sonst paarigen Anteilen herstellt. Zwischen dem Parasphenoid und den verschmolzenen Orbitosphenoidea bleibt ein Hohlraum, in den der ventrale, posteriore Fortsatz des Ethmoidanteiles des Ethmopraevomers hineinragt und mittels Muskelfasern sowohl dorsal am Orbitosphenoid als auch ventral an der Innenfläche des Parasphenoids verankert ist. Dieser Hohlraum ist nur nach anterior offen, wird gegen posterior schmäler und endet durch Aneinanderlegen der ihn bildenden Knochen. Somit kann von keiner durchgehenden Öffnung gesprochen werden, wie etwa SAGEMEHL (1891) eine annahm. Er meinte: „... so daß an dieser Stelle ein von den Orbitae aus zugänglicher Raum entsteht, der schon erwähnte vordere Augenmuskelkanal." Für die

Gelenkung bzw. die Stabilisierung der Ethmoidalia lateralia befindet sich sowohl an der Lamina posterior wie auch Lamina anterior je eine Einsenkung. Die tiefere der beiden, die den Medialfortsatz des Ethmoidale laterale aufnimmt, liegt ventrolateral der Lamina anterior des Orbitosphenoids. Die zweite, eine eher flache Rinne, die allerdings durch zwei Margines des Frontales flankiert wird, nimmt den vertikalen Fortsatz des Ethmoidale laterale auf und liegt an der Grenze zwischen Orbitosphenoid und Frontale, wobei sie sich über beide Knochen ausdehnt (Abb. 3 A).

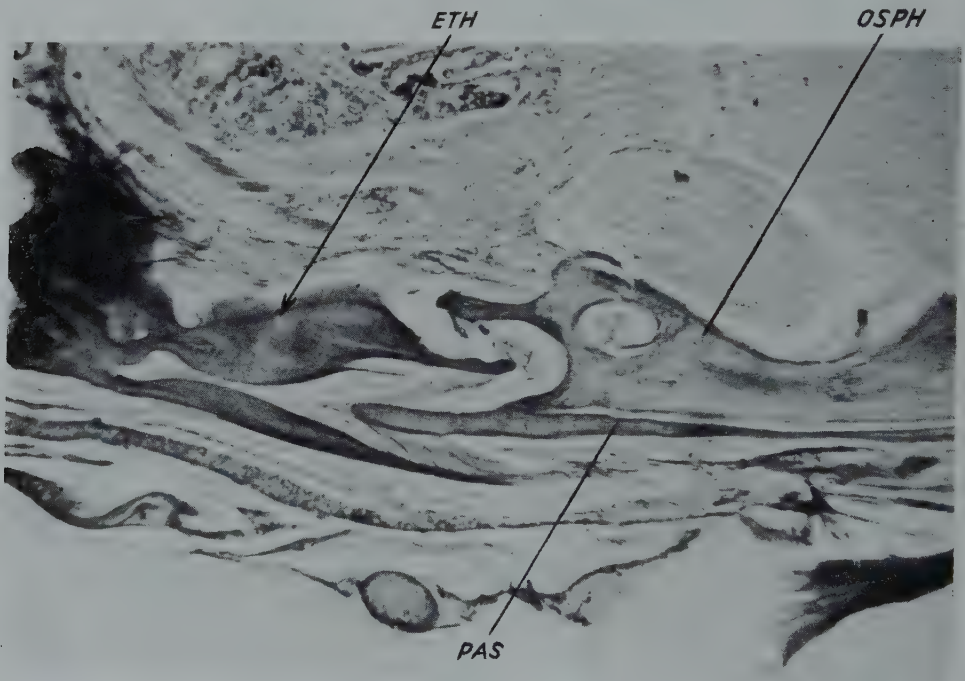


Abb. 4. *Acanthophthalmus semicinctus:* Ethmoidregion, „Aufhängung" des Ethmopraevomers

Die Laminae posteriores des Orbitosphenoids reichen nicht an die Pterosphenoidae heran, wie dies etwa bei *Noemacheilus* der Fall ist. Auch besitzt das Orbitosphenoid von *Acanthophthalmus semicinctus* keine posterioren Fortsätze, die, wie RAMASWAMI (1953) bei *Acanthophthalmus pangia* feststellt, an der dorsalen und ventralen Begrenzung der Orbitae Anteil haben (vgl. RAMASWAMI 1953, Abb. 2 a).

Die Frontalia (FR., Abb. 1, 2 B) haben den größten Anteil an der Überdachung der Schädelhöhle. Sie sind, wie bei den Cyprinoiden überhaupt [vgl. SAGEMEHL (1891), CHRANILOV (1927), HARRINGTON (1955), BERG (1958)] sehr große, langgestreckte und gut verknöcherte Elemente von uneinheitlicher Dicke. Sie grenzen posterior an die Parietalia, lateral an die Autosphenotica und die Pterosphenoidea. Sie besitzen je einen Processus

descendens, mit dem sie den anterioren Rand der Pterosphenoidea überlagern. Somit stellen die Frontalia auch den größten Anteil an der posterioren Begrenzung der Orbitae, die sie dorsal zur Gänze umranden. Eine Überdachung der Orbitae durch ein Supraorbitale, wie etwa bei *Barbus*, ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* nicht nachweisbar. Anteriorwärts werden die Frontalia deutlich schmäler und bilden am Vorderende, durch eine grubenartige Einsenkung der Interfrontalnaht, eine deutliche Kerbe. In diese Kerbe ragt der obere posteriore Fortsatz des Ethmopraevomers. Letzterer ist mittels Bändern zwischen den Frontalia aufgehängt. Eine „Scheitelfontanelle" im Bereich der Frontalia, wie etwa bei *Lefua* oder *Leptobotia*, ist nicht vorhanden.

Die Pterosphenoidea (PTS., Abb. 1, 5), Alisphenoidea: Sagemehl (1891), Chranilov (1927), Berg (1958), Sterba (1958); Pleurosphenoidea: Ramaswami (1953), sind dicke, annähernd quadratische Knochen an den Lateralseiten des Schädels. Sie sind bei *Acanthophthalmus semicinctus* weit von dem Orbitosphenoid abgerückt und durch die Orbitae von diesem getrennt. Der anteriore Rand der Pterosphenoidea wird sowohl von den Frontalia als auch von dem Parasphenoid überlagert. Die posteriore Begrenzung erfolgt durch die Autosphenotica; die dorsale durch die Frontalia. Die ventrale Grenze ist zum größten Teil durch die Trigeminusöffnung gegeben; zum kleineren Teil oder überhaupt nicht in Berührung stehen die Pterosphenoidea mit den Prootica.

Die massiven Autosphenotica (SPH., Abb. 1) schließen anterior an die Pterosphenoidea an, posterior an die Autopterotica und verbinden sich ventral mit den Prootica. Dorsal grenzen sie sowohl an die Parietalia als auch an die Frontalia. Mit den Prootica bilden die Autosphenotica innerhalb der Schädelhöhle eine spangenartige Brücke über den äußeren Bogengang. Die Autosphenotica liegen an der Lateralseite des Craniums und sind durch die tiefe Gelenkgrube für die anteriore Artikulationsfläche des Hyomandibulare charakterisiert. Ebenso deutlich, wenn auch weniger tief, ist die Grube für die posteriore Gelenkung des Hyomandibulare, die die Autopterotica (PTO., Abb. 1, 2) kennzeichnet. Die Autopterotica sind annähernd rechteckige Knochen und grenzen anterior an die Autosphenotica; ventral an die Prootica und die Occipitalia lateralia. Posterior fügen sie sich den Epiotica an. Dorsal schließlich verbinden sich die Autopterotica mit den Parietalia.

Die Prootica (PROO., Abb. 2 A) sind lateroventral am Schädel gelegen und haben eine annähernd rechteckige Form. Sie liegen mit ihren medialen Kanten dem Parasphenoid an, besitzen aber auch eine knöcherne, plattenartige Verlängerung in die Schädelhöhle. Im posterioren Teil der Prootica erreichen sich diese Platten und legen sich, einen ventralen Abschluß der Schädelhöhle bildend, aneinander. Zwischen den Platten und dem Parasphenoid entsteht jedoch kein Hohlraum. Posterior verbinden sich die Prootica mit dem Occipitale basilare, wie auch mit den Occipitalia lateralia. Der anteriore Abschluß der Prootica ist durch die Trigeminusöffnungen gebildet, die außer von diesen auch durch das Parasphenoid und die Pterosphenoidea

Abb. 5. *Acanthophthalmus semicinctus:* Osteocranium, Querschnitt. Die Überlagerung des Pterosphenoids durch Frontale und Parasphenoid

umgrenzt sind. Neben den Autosphenotica und den Autopterotica können auch die Pterosphenoidea an die dorsolaterale Kante der Prootica heranreichen. Die ersten beiden Knochen schließen stets an die Prootica an. Im anterioren Teil sind die Prootica vom Facialis durchbohrt. Dorsal von dieser Durchtrittsöffnung zeigen die Prootica eine seichte, grubige Vertiefung, die sich zur Grube für die anteriore Gelenkung des Hyomandibulare hinzieht. Innerhalb der Schädelhöhle sind die Prootica noch an der Bildung einer spangenartigen Überbrückung des äußeren Bogenganges, der bei *Acanthophthalmus semicinctus* weit nach anterior gerückt ist, nebst den Autosphenotica beteiligt.

Die Parietalia (PA., Abb. 1, 2 B) sind rechteckige Elemente. Sie grenzen anterior an die Margines posteriores der Frontalia, posterior an das

Supraoccipitale, das sie ein wenig überlagern. In der posterioren Verlängerung der Interparietalnaht, also zwischen dem Ende der Naht und dem Supraoccipitale, befindet sich eine kleine Öffnung: der letzte Anteil einer stark rückgebildeten „Scheitelfontanelle". Die Lateralbegrenzung der Parietalia erfolgt durch die Autosphenotica, die Autopterotica und die Epiotica. Parallel zum posterioren Rand der Parietalia verläuft ein leicht gebogener, flacher Kamm. Er bietet der Körpermuskulatur Ansatzfläche ebenso wie einige kleine Processi des

Supraoccipitale (SOC., Abb. 1, 2 B). Diese kleinen Höcker, sie stehen in zwei sich nach posterior nähernden Reihen angeordnet, bilden einen Ersatz für die bei *Acanthophthalmus semicinctus* fehlende Spina occipitalis. Die bei *Cyprinus* noch gut ausgebildete Spina dürfte allen *Cobitiden* abgehen. Das großflächige Supraoccipitale ist annähernd hexagonal geformt und gut verknöchert. Posterior schließen sich an das Supraoccipitale die paarigen Occipitalia lateralia (Stannius), anterior die Parietalia, und lateral grenzen an das Supraoccipitale die Epiotica, die es stellenweise auch etwas überlagern.

Die leicht konvexen, gut verknöcherten Epiotica (EPO., Abb. 1) haben die Form etwa eines Kreissektors, dessen Spitze ventral zu liegen kommt. Die Begrenzung ist durch die Autopterotica anterior, die Occipitalia lateralia posterior und auch ventral gegeben. Dorsal schließen die Epiotica an das Supraoccipitale an und treffen mit einem kurzen Abschnitt auch an die Parietalia. Vom Ventralteil der Epiotica erhebt sich ein relativ großer, etwas nach posterior gerichteter Processus. An diesen Fortsatz legt sich das Supracleithrum des sekundären Schultergürtels an. Der Schultergürtel von *Acanthophthalmus semicinctus* ist somit nicht mittels Zwischenelementen — Posttemporale —, sondern direkt am Knochenschädel bindegewebig befestigt.

An den paarigen Occipitalia lateralia (OCL., Abb. 1, 2) = Exoccipitalia: Ramaswami (1953), Harrington (1955) u. a. lassen sich zwei Flächen unterscheiden. Beide haben etwa rechteckige Form. Während der annähernd vertikale Teil das charakteristische Foramen Occipito-laterale [„exoccipital fenestra": Ramaswami (1953)] einschließt und den Hauptanteil an der Begrenzung des Foramen magnum stellt, fällt der horizontale und latero-ventral gelegene Teil durch seine strukturierte Oberfläche auf. Hier setzen zwei Paare zarter, zugespitzter Knochenstäbchen an, die ich als Sehnenverknöcherungen ansprechen möchte. Sie verlaufen ein Stück posteriolateral und werden, obgleich sie bei *Acanthophthalmus pangia* ebenfalls vorhanden sind, von Ramaswami (1953) nicht erwähnt. Zwischen den oberflächlichen Strukturen des Horizontalteils sind zwei kleine Öffnungen zu erkennen. Die Occipitalia lateralia sind anterior mit den Prootica und dorsolateral sowohl mit den Autopterotica als auch mit den Epiotica verbunden. Ventral schließt das Occipitale laterale an das Occipitale basilare an; zusätzlich jedoch setzt sich eine Knochenplatte in die Schädelhöhle hinein fort. Diese Platte überlagert den wirbelkörperähnlichen Teil des Occipitale basilare und bildet mit dem entsprechenden Element der Gegenseite eine Art

Dach über das Cavum sinus imparis. Die anteriore Kante des dorsalen, vertikalen Teiles der Occipitalia lateralia schließt an das Supraoccipitale, das somit nicht an der Begrenzung des Foramen magnum teilnimmt. Dorsal legen sich die Occipitalia lateralia in einer Mittelnaht zusammen. Das Foramen occipito-laterale (fol) ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* auffallend groß, langgestreckt und reicht nahe an das Supraoccipitale heran. Während der posteriore Rand des Foramens nahezu gerade ist, zeigt der anteriore eine unregelmäßige Wellung. Die seitlichen Hinterhauptlöcher dieser Art unterscheiden sich somit deutlich von denen anderer bereits anatomisch untersuchter *Cobitiden* (*Cobitis*, *Misgurnus*, *Leptobotia* u. a.), die eher kreisrunde oder kleine ovale laterale Hinterhauptöffnungen besitzen und auch von *Acanthophthalmus pangia*. Letztere Art hat seitliche Hinterhauptlöcher von etwa der Form eines gleichseitigen Dreiecks. Das Foramen magnum hat etwa nierenförmige Gestalt.

Basicraniale Region: Das unpaare Occipitale basilare (BOCC., Abb. 1, 2 A) ist von den Prootica und dem Parasphenoid anterior und den Occipitalia lateralia seitlich begrenzt und bildet den hinteren, basalen Abschnitt des Schädels. Der kräftige Knochen setzt sich in die Schädelhöhle hinein fort, wo er einen wirbelkörperähnlichen Abschnitt bildet, der konisch gebaut zur Artikulation des ersten Wirbels dient. Diese runde Aushöhlung, das Occipitalgelenk, ist deutlich scharf umrandet. Der innere Teil des Occipitale basilare trägt das Cavum sinus imparis, das heißt, der Boden des Cavum sinus imparis und Teile der Seitenbegrenzung werden vom Occipitale basilare gebildet. Das Cavum wird jedoch nicht allein von diesem, sondern auch von Teilen der Occipitalia lateralia gebildet. Die beiden posterioren Fortsätze des Parasphenoids, die etwa die Mitte des Occipitale basilare erreichen, liegen tief in dieses eingebettet, ohne jedoch mit der Schädelhöhle in Verbindung zu sein.

Von der Ventralfläche des Occipitale basilare erhebt sich der zweite charakteristische Teil dieses Knochens — der nach posterior hinausragende Processus pharyngealis (PR. PH., Abb. 2 A). Er bildet eine Verlängerung der basalen Schädelkante und besitzt, nach einer kräftigen Basis, zwei nach hinten gerichtete flügelartige Verlängerungen, die seitlich die Aorta umgeben und sie ein Stück nach posterior begleiten. Ventral vereinigen sich diese beiden Flügel jedoch nicht. Dazu kommt noch ein medialer, spitzer, sehr kleiner Fortsatz (Abb. 2 A). Die oft vertretene Meinung, daß der Processus pharyngealis ein Widerlager der Ossa pharyngea inferiora darstellt, erscheint durch seine schmale Ausbildung eher unwahrscheinlich. Die relative Größe des Processus pharyngealis ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* beachtenswert. Es erscheint daher angebracht, der Auffassung, daß die Processus pharyngealis bei allen *Cobitiden* stark reduziert und sehr klein seien [Sagemehl (1891), Chranilov (1927) u. a.], zu widersprechen.

Die Orbitosphenoidea anterior ein wenig überragend und bis etwa zur Mitte des Occipitale basilare posterior sich erstreckend ist das langgestreckte, gut verknöcherte Parasphenoid (PAS., Abb. 1, 2 A, 5), das Gregory

(1933) als Homologon des Mammaliervomers bestimmte. Es bildet die ventrale Bedeckung der Schädelhöhle und ist das längste Element des Schädels. Das Parasphenoid beginnt anterior ziemlich schmal, verbreitert sich dann ein wenig etwa in der Mitte der Orbitae, um in dem Processus ascendens die größte Breite zu erreichen. Die Processus erreichen lateral die Frontalia. Auch sie überlagern den Anteriorteil des Pterosphenoids. Außerdem nehmen die Processus ascendentes an der Umgrenzung der bei *Acanthophthalmus semicinctus* sehr großen Trigeminusöffnungen teil. Nach den Trigeminusöffnungen wird das Parasphenoid gegen posterior allmählich schmäler und endet in zwei spitzen Zacken, die, in das Occipitale basilare eingesenkt, in diesem enden. In der Längsachse des Parasphenoids erhebt sich eine deutliche Spina, die vom posterioren Ende des Parasphenoids bis zwischen die Orbitae reicht und in ihrem Verlauf in der Breitenausbildung variiert (Abb. 2 A).

Zu den beiden Seiten der Spina durchstoßen etwa in der Mitte des Parasphenoids die beiden Karotiden den Knochen. Die Begrenzung des Parasphenoids erfolgt posterior nach den Processus ascendentes durch die Prootica und das Occipitale basilare. Ferner bildet das Parasphenoid den Boden des Orbitalraumes und wird im anterioren Teil von den Orbitosphenoidea seitlich überragt und innen überlagert.

Oromandibulare Region: Die paarigen Maxillaria (MX., Abb. 1) sind unregelmäßig geformt, flach und besitzen eine knopfartige, kleine Verbreiterung ihrer dorsalen Innenkante. Ihre Gestalt ähnelt der eines halbgeschlossenen Fächers. Die Maxillaria liegen stark vertikal zwischen Dentale und Praeethmoid, wobei ihre Lage sich bei geschlossenem und geöffnetem Maul jeweils verändert. Der breitere, dorsale Teil der Maxillaria verdeckt teilweise die Praeethmoidea, mit denen die Maxillaria mit ihrem medialen Processus artikulieren. Diese Processus sind knorpelüberlagert. Ventrad werden die Maxillaria rasch schmäler, um schließlich am ventralen Ende eine leistenartige Verbreiterung zu zeigen. Diese Ventralleiste, die nahe an das Dentale heranreicht, ist mittels Bindegewebsfasern mit diesem locker verbunden.

Die Praemaxillaria (PMX., Abb. 1) sind gut verknöchert und besitzen je einen aufsteigenden rostralen und einen horizontalen, leicht nach posterior gekrümmten Fortsatz. Die vertikalen Fortsätze liegen eng aneinander, und nur am Dorsalende weichen sie ein wenig auseinander, um dem Vorderteil des Kinethmoids aufsitzen zu können. Die horizontalen Spangen tragen keine Zähne. Sie sind etwas kürzer als die aufsteigenden Äste. Die Praemaxillaria sind äußerst zarte und dünne stabförmige Knochen.

Das flache und große Metapterygoid (MPTG., Abb. 1) ist weit vom Hyomandibulare abgerückt, stark reduziert und reicht vom Ectopterygoid bis an das Symplecticum heran. Ein großer Raum zwischen Quadratum, Metapterygoid und Symplecticum bleibt somit offen. In der Nähe des Ansatzes an das Ectopterygoid befestigt sich an das Metapterygoid median das stabförmige Entopterygoid (ENPT., Abb. 1) = Mesopterygoid: Chranilov (1927). Es ist mittels straffer Fasern mit diesem ver-

bunden und stellt die Verbindung zwischen Metapterygoid und Autopalatinum her. Mit dem posterioren Ende des Autopalatinums ist das Entopterygoid gelenkig verbunden.

Die Quadrata (QU., Abb. 1) besitzen neben einem relativ großen anterioren Gelenkhöcker für das Unterkiefergelenk einen breiten, dünnen, flügelartigen Vertikalteil und zwei posteriore Processus. Der ventrale Processus ist lang, schmal und an seinem Ende zugespitzt, während der dorsale kurz und breit ausgebildet ist. Zwischen ihnen setzt das Symplecticum an. Der breite vertikale Flügel ist etwas nach posterior gekrümmt und erreicht mit seinem dorsalen Margo das Metapterygoid. Dem Quadratum teilweise unterlagert ist das ebenfalls flache, zarte, etwa T-förmige Ectopterygoid (ECPT., Abb. 1). Es liegt mit seinem posterioren Margo dem anterioren Abschnitt des Metapterygoids an, ohne mit diesem fest verbunden zu sein. Zarte Fasern bewerkstelligen den Zusammenhalt.

Der Unterkiefer setzt sich aus jederseits drei Elementen zusammen: den Dentalia, den Artikularia und den Angularia.

Das Dentale (D., Abb. 1) ist ein dünnes, gut verknöchertes Element. Es ist stets zahnlos. Bei geschlossenem Maul, das heißt bei eingeklapptem Kieferapparat, liegt ein dünner, gebogener, die Unterlippe stützender Processus horizontal, während ein breiter Pars verticalis den Hauptanteil des Dentale bildet. Die beiden Dentalia sind schließlich anterior, wo sich die beiden Horizontalfortsätze treffen, durch Bänder verbunden. Das Dentale liegt dem Articulare von außen an und ist mit diesem mehr oder weniger beweglich verbunden. *Acanthophthalmus semicinctus* unterscheidet sich somit sowohl von *Misgurnus fossilis* als auch von *Cobitis taenia*, bei denen die Dentalia mit den Articularia fest verbunden sind (Chranilov 1927, Berg 1958). Eine derartige Selbständigkeit der Dentalia von den Articularia ist allerdings keine unbekannte Erscheinung. Verschiedene Teleostier, so z. B. die Gattung *Distichodus* (herbivore *Characiniden*) zeigen ebenfalls selbständige Dentalia. Der dorsale Abschnitt der Dentalia ist mit dem Ventralteil der Maxillaria locker verbunden, ohne aber demselben anzuliegen.

Das Articulare (ART., Abb. 1) ist ein kräftiger, langgestreckter Knochen von annähernd keuliger Gestalt. Er ist anterior am breitesten und wird nach posterior, zum Gelenk hin, schmäler. Das Gelenk selbst, das heißt die Gelenkspfanne, ist flach und breit. Neben der Gelenkungsstelle liegt das winzige, flache, offenbar stark in Reduktion begriffene Angulare, ohne an dem Aufbau derselben Anteil zu haben.

Hyoidregion: Das Hyomandibulare (HM., Abb. 1) ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* eine große, eher dünne Knochenplatte, die sich von proximal nach distal verschmälert. Ihr proximales Ende zeigt zwei deutlich voneinander getrennte Artikulationsflächen, die mit der Labyrinthregion — am Postfrontale bzw. Pteroticum — mit dem Kranium artikulieren. Die Artikulationsfläche des posterioren Gelenkkopfes (Pteroticum) ist bedeutend größer als die des anterioren. Eine Articulatio für das Operculare befindet sich zusätzlich am Margo posterior des Hyomandibulare. Alle drei

Gelenkungsstellen des Hyomandibulare sind von einer Knorpellage überzogen. In der distalen Hälfte des Knochens befindet sich die Öffnung für den Facialis (Truncus hyomandibularis), der von medial kommend durch diese hindurchtritt. Mit dem Symplecticum ist das Hyomandibulare in keiner Verbindung, wohl aber mit dem Praeoperculare, welches dem Hyomandibulare — an seinem unteren, posterioren Rand — aufliegt.

Das griffelförmige Symplecticum (SY., Abb. 1) ist weit vom distalen Abschnitt des Hyomandibulare abgerückt, gut verknöchert und paßt mit seinem anterioren Ende in eine Grube am posterioren Teil des Quadratums.

Das kleine, stabförmige Interhyale (IH., Abb. 1) = Stylohyale: Günther (1886), Chranilov (1927) u. a. liegt zwischen dem Praeoperculare — dem es mit seinem dorsalen Abschnitt aufliegt und an dem es locker befestigt ist —, und dem posterioren Teil des Epihyale. Auch an letzterem ist das Interhyale, mit seinem ventralen Teil, befestigt.

Das Epihyale (EHY., Abb. 1) ist ein etwa dreieckiger, paariger Knochen. Er ist deutlich nach posterior zugespitzt. An seinem Margo ventralis artikulieren zwei der insgesamt drei Radii branchiostegi (R. BR., Abb. 1). Mit seiner anterioren Kante schließt das Epihyale breit an das große Ceratohyale (CHY., Abb. 1) an. Dieses ist sowohl posterior wie auch anterior breit; in seinem Mittelteil dagegen deutlich schmäler. Mit dem Ceratohyale artikuliert der dritte Branchiostegalradius. Hypohyalia scheinen ganz zu fehlen. Zwischen den sich nähernden, anteriodorsalen Abschnitten der beiden Ceratohyalia liegt, diese nach anterior überragend, das unpaare Basihyale (nicht abgebildet) = Glossohyale: Owen (1866), Günther (1886) u. a. Es ist ein kleiner, seitlich zusammengedrückter Knochen, anterior etwas verbreitert und in seiner Mitte durch einen dorsalen Fortsatz gekennzeichnet. Ebenfalls unpaar ist das kleine, jedoch kräftige Urohyale (nicht abgebildet). Es zeigt einen leistenartigen Ventralteil, der dorsad in eine vertikale Platte übergeht. Anterior endet das Urohyale in zwei deutlichen Köpfchen. Das Operculare (OP., Abb. 1) ist ein stark reduzierter flacher Knochen. Während bei *Misgurnus fossilis* der posterioventrale Margo des Operculums nur leicht konkav ist, ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* eine extrem tiefe Einbuchtung zu erkennen, wodurch das knöcherne Operculare nur noch als halbkreisförmige Spange erscheint. Der Artikulationsfortsatz für die Verbindung mit dem Hyomandibulare ist groß ausgebildet und etwa piriform.

Ähnlich stark reduziert ist auch das Suboperculare (SOP., Abb. 1). Anterior ist das Suboperculare zu einem Processus bifurcatus ausgezogen. Sein dem Operculare zugewandter Margo ist konkav, sein ventraler schwach konvex. Das Suboperculare ist mit seinem posterioren Ende dem Operculare unterlagert. Durch die Rückbildung des Operculares und des Suboperculares entsteht zwischen ihnen ein großes Fenster. Das Interoperculare (IOP., Abb. 1) schließlich zeigt keine Besonderheiten. Mit dem Operculare und dem Suboperculare ist es in keinerlei Verbindung. Es reicht

mit seinem anterioren Abschnitt bis unter den anterioren Teil des Praeoperculares, dem es anliegt; sein posteriorer Anteil liegt der lateralen Oberfläche des Epihyales auf.

Das Praeoperculare (POP., Abb. 1) ist zur Gänze verknöchert, lang und dünn. Es ist am posterioren wie auch am anterioren Ende relativ breit, zeigt in seiner Mitte aber eine schmale „Brücke". Beide Enden sind zu einer kurzen Spitze ausgezogen. Der posteriore Abschnitt liegt dem Hyomandibulare an zwei Punkten auf und ist daselbst an diesem befestigt.

Branchialregion: Die branchiale Region zeigt bei *Acanthophthalmus semicinctus* als wesentlichstes Merkmal das weitgehende Fehlen von Ossifikation. Weder die Pharyngobranchialia — zwei Paare —, noch die Hypobranchialia sind verknöchert. Die vier ersten Paare der Epi- und Ceratobranchialia sind wohl knöchern, jedoch von besonders zarter Ausbildung. Kräftig und groß sind allein die Ossa pharyngea inferiora = „pharyngeal bones": HARRINGTON jun. (1955), die Träger der Pharyngealzähne. Die Zähne sind deutlich gekrümmt, konisch und in einer einzigen Reihe angeordnet. Die Größe der einzelnen Zähne ist verschieden.

Zusammenfassung und Diskussion

Das Osteocranium von *Acanthophthalmus semicinctus* ist stark in die Länge gezogen und durch seine zylindrische Form charakterisiert. Es unterscheidet sich deutlich von den Schädeln anderer *Cobitiden*gattungen, die entweder durch eine seitliche (*Cobitis, Misgurnus*) oder eine dorsoventrale Abplattung (*Noemacheilus, Lefua*) gekennzeichnet sind. Zusätzlich ist der typisch platibasische *Acanthophthalmus*-Schädel noch leicht in seiner Längsachse gekrümmt. Die Verknöcherung des Schädels ist als vollständig zu bezeichnen. Weitere auffallende Besonderheiten sind: das völlige Fehlen einer Spina am Supraoccipitale und ihr Ersatz durch zwei Reihen kleiner Processus; die starke Reduktion des Opercularapparates, die vor allem das Operculare und Suboperculare betrifft und eine Parallelerscheinung im Opercularapparat von *Acanthopsis* (RAMASWAMI 1953) hat; die große Öffnung zwischen Quadratum und dem Metapterygoid — ebenfalls bei *Acanthopsis* und *Cobitis* — und schließlich der überaus aufgelockerte und daher besonders bewegliche Bau der inter- und praenasalen Region. Hierher gehört die Befestigung des Ethmopraevomers mit der Fähigkeit seitlicher Bewegungen; ferner die Anheftung der Praemaxillaria und Maxillaria am Kinethmoid (Rostrale) beziehungsweise den Praeethmoidea, die nicht nur eine starke Auf- und Abwärtsbewegung zulassen, sondern auch das Vorstrecken des Kieferapparates begünstigen. Dasselbe gilt auch für den Unterkiefer, bei dem neben der Gelenkung Articulare—Quadratum auch das Dentale mit dem Articulare nur locker zusammenhängt.

Der Pharyngealfortsatz ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* kräftig ausgebildet und macht keinen rudimentären Eindruck — wie etwa bei *Botia*

(Chranilov 1927). Der Pharyngealfortsatz umgreift die Aorta, ohne ventral sich unter ihr zu schließen. Ein Supraorbitale fehlt.

Ein Epioticum ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* deutlich vorhanden!

Der im Anschluß an die Arbeit von Ramaswami (1953) von S. L. Hora aufgestellte Schlüssel für die Fische der Familie Cobitidae verliert somit seine Gültigkeit in bezug auf seine Gliederung der Sektion *Cobitini*. Hora sagt dort unter Punkt 2: „... *Acanthopsis, Acanthophthalmus* and *Lepidocephalichthys* differ from *Cobitis, Somileptes* and *Misgurnus* in lacking epiotics ...“ Außerdem treffen von den durch Ramaswami festgestellten *Acanthophthalmus*charakteristika — die auf Grund seiner Untersuchung von einer einzigen Art — *Acanthophthalmus pangia* — auf die gesamte Gattung verallgemeinert wurden — noch folgende für *Acanthophthalmus semicinctus* nicht zu:

1. Das Orbitosphenoid besitzt posterior keine Fortsätze, die sich an der Begrenzung der Orbitae beteiligen.

2. Ein kleines Angulare ist vorhanden.

3. Ein Supraorbitale ist nicht vorhanden.

4. Das Supraoccipitale besitzt bei der hier untersuchten Art zwei Reihen kleiner Processus.

5. Die „frontoparietal“ Fontanelle ist bei *Acanthophthalmus semicinctus* auf eine kleine Öffnung zwischen den Parietalia und dem Supraoccipitale reduziert.

Da mir ein Exemplar von *Acanthophthalmus pangia* zur Verfügung stand, war es mir möglich, einen direkten Vergleich zwischen dieser Art und *Acanthophthalmus semicinctus* anzustellen. Auf Grund dieser vergleichenden Untersuchung muß festgestellt werden, daß *Acanthophthalmus pangia* wohl ein Epioticum, gleichwie *Acanthophthalmus semicinctus*, besitzt. Weiter konnte ich feststellen, daß *Acanthophthalmus pangia* am Parasphenoid in der postorbitalen Region drei Fortsätze besitzt, wovon zwei dem Pterosphenoid anliegen. Der dritte, kleinste Processus ragt ein kleines Stück in das Foramen opticus hinein. Ferner ist die Hauptachse des Pterosphenoids von anterior nach posterior zu denken und nicht von ventral nach dorsal, wie es in Ramaswamis Zeichnung (Ramaswami 1953, S. 327) dargestellt ist.

Eine Gliederung der Sektion *Cobitini* in zwei Gruppen — siehe Einleitung — scheint somit verfrüht oder überhaupt unzulässig.

Schrifttum

Berg, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. Berlin, Verl. d. Wissenschaften (1958).

Chranilov, N. S.: Über die Eigentümlichkeiten des Schädelbaues bei Cobitiden. Res. Zool. Russe **7** (1927) 87—107.

Fraser-Brunner, A.: On some fishes of the genus *Acanthophthalmus* with description of a new species. Ann. Mag. nat. Hist. (11) **6** (1940).

Goodrich, E. S.: Studies on the structure and development of vertebrates. Macmillan and Co., London (1930).

Gregory, W. K.: Evolution emerging: a survey of changing patterns from primeval life of men. Macmillan, New York, Vol. 1 and 2 (1951).

Günther, A. C. L.: Handbuch der Ichthyologie. Wien (1886).

Harrington, R. W. jun.: The osteocranium of the American Cyprinid Fish, Notropis bifrenatus, with an Annotated Synonymy of Teleost Skull Bones. Copeia **4** (1955).

Holmgren, N., und E. A. Stensiö: Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. Im Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere Bd. 4. Bolk, Göppert, Kallius und Lubosch. Berlin und Wien (1936).

Nawar, G.: On the anatomy of Clarias lazera. I. Osteology. J. Morph. **94** (1954) 551—585.

Ramaswami, L. S.: Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. Proc. Nat. Inst. Sci. **19** (1953).

Regan, C. T.: The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi, I. Cyprinoidea. Ann. Mag. Nat. Hist. 8, Nr. **43** (1911) 13—39.

Sagemehl, M.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische, III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weberschen Apparat versehenen Physostomenfamilien. Morph. Jahrb. **10** (1885) 1—119.

— Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische, IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Ibid. **17** (1891) 489—595.

Sterba, G.: Die Schmerlenartigen. Im Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. Demoll, R., und H. N. Maier (1957). Stuttgart 1958.

Takahasi, N.: On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. J. Morph. **40** (1925) 1—109.

Abkürzungsverzeichnis

ART	Articulare	OP	Operculare
BOCC	Occipitale basilare	OSPH	Orbitosphenoid
CHY	Ceratohyale	PA	Parietale
D	Dentale	PAL	Autopalatinum
ECPT	Ectopterygoid	PAS	Parasphenoid
EHY	Epihyale	PMX	Praemaxillare
ENPT	Entopterygoid	POP	Praeoperculare
EPO	Epioticum	PRE	Praeethmoid
ETH	Ethmoid (Ethmopraevomer)	PROO	Prooticum
ETH. LAT	Ethmoidale laterale	PR. PH	Processus pharyngealis
fol	Foramen occipito-laterale	PTO	Autopteroticum
FR	Frontale	PTS	Pterosphenoid
HM	Hyomandibulare	QU	Quadratum
IH	Interhyale	R. BR	Radius branchiostegus
IOP	Interoperculare	SOC	Supraoccipitale
KETH	Kinethmoid	SOP	Suboperculare
MPTG	Metapterygoid	SPH	Autosphenoticum
MX	Maxillare	SY	Symplecticum
OCL	Occipitale laterale		

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
(Direktor: Prof. Dr. Wolf Herre)

Zur Frage von Anpassungsmerkmalen bei aquatilen Anuren Mit Beschreibung einer neuen Gattung *Hydrobatrachus*

Von

Christian Stadie[1]

Mit 6 Abbildungen

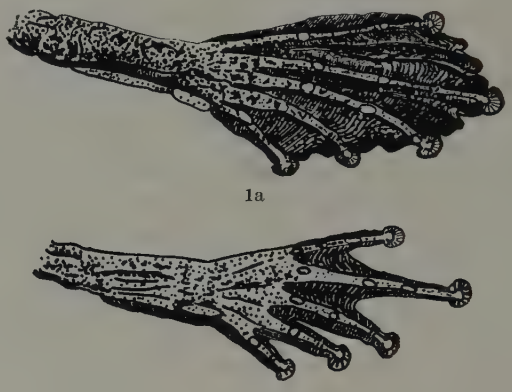
(Eingegangen am 4. Mai 1962)

Einige Anuren zeichnen sich durch eine starke Bindung auch ihrer adulten Phase an das Leben im Wasser aus. Durch die neueren Bearbeitungen von Vellard (1951) und de Macedo (1960) ist von diesen aquatilen Anuren *Telmatobius culeus culeus* Garman (1876) eingehender bekannt geworden, ich selber gab einige anatomische Daten von *Telmatobius culeus*, die zur Klärung der systematischen Stellung beitragen sollten (Stadie 1961). Die Aussagefähigkeit des Materials wurde beeinträchtigt durch die Tatsache, daß taxionomische Merkmale, die eine Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen gestatten, nicht hinreichend sicher von Strukturen zu unterscheiden sind, welche als adaptive Merkmale gelten müssen. Daher erschien es nützlich, als ersten Beitrag zur Trennung dieser beiden Merkmalsgruppen weitere Anuren zu untersuchen, von denen eine bevorzugt oder rein aquatile Lebensweise beschrieben wurde. Hier ist in erster Linie der als *Rana beccarii* Boulenger (1911) bezeichnete afrikanische Frosch zu nennen. Es erschien weiter interessant, *Trichobatrachus robustus* Boulenger (1900) heranzuziehen, weil die eigenartigen Haarbildungen beim Männchen dieser Art ebenfalls als Anpassungserscheinungen an Bedingungen des Wasserlebens aufgefaßt werden können (Noble 1929). Da diese drüsigen Hautfäden nur die Männchen zieren, werden sie auch als Geschlechtssignale bzw. mehr oder weniger funktionslose Hautwucherungen gedeutet (Mertens 1938). *Trichobatrachus robustus* wird mit anderen *Astylosternus*-Arten und *Nytibates*-Arten zu den Ranidae gestellt, „*Rana*" *beccarii* sogar in die Gattung *Rana*. Daher wurden typische *Rana*-Arten wie *Rana esculenta*, *R. ridibunda*, *R. temporaria*, *R. arvalis*, *R. syvatica* und *R. pipiens* untersucht. In bezug auf *Telmatobius* (Telmatobiinae, Leptodactylidae) wurde *Leptodactylus pentadactylus* in die Untersuchung eingereiht. Mein Dank sei Herrn Prof. Dr. Mertens, Frankfurt a. Main, und Herrn Dr. Ladiges, Hamburg, für das freundlicherweise zur Verfügung gestellte Material ausgesprochen. Gleichfalls danke ich Herrn Prof. Dr. Herre, Kiel, für die Benutzung der Anuren-Bestände des Instituts für Haustierkunde (Sammlung Prof. Herre).

Da Prof. Dr. Mertens neben seiner Schilderung der Beobachtungen seiner lebend gehaltenen *R. beccarii* auch eine eingehende äußere Beschrei-

[1] Christian Stadie, Kiel, Holtenauerstr. 180.

bung derselben gibt (MERTENS 1952), begnüge ich mich mit der kurzen Skizzierung jener äußeren Merkmale, die für meine Fragestellung Bedeutung haben. Kopf und Rumpf sind seitlich abgeflacht, die Haut ist locker und faltig an den Flanken, der Kopf sehr breit, das Maul groß. Auffallend sind drei Höcker an der Spitze des Unterkiefers, die in Aussparungen des Oberkiefers passen. Das Trommelfell ist äußerlich nicht sichtbar. Auffällig ist ferner die Ausbildung von Haftballen-ähnlichen Gebilden an den Zehen, die ich nicht beschrieben fand (Abb. 1), neben der starken Ausbildung von Schwimmhäuten.



1a 1b

Abb. 1. Rechter Hinterfuß von a) *Hydrobatrachus beccarii*, b) *Trichobatrachus robustus*

Der Schädel von *beccarii* ist lateralwärts abgeflacht und breiter als lang. Darin unterscheidet sich dieser Frosch von allen anderen bislang daraufhin betrachteten *Rana*-Arten. Verglichen mit den mir zur Verfügung stehenden Vertretern der Gattung *Rana* — sie seien im folgenden kurz als „die *Rana*-Arten" benannt — fehlen *beccarii* die Vomerzähne. Der Processus zygomaticus ist bei den *Rana*-Arten stets etwa gleich lang im Verhältnis zur Schädellänge. Bei *beccarii* ist er jedoch außerordentlich stark entwickelt und mit dem Maxillare eng verbunden. Das Os pterygoideus ist ebenfalls auffallend kräftig. Der Hirnschädel ist bei den *Rana*-Arten länglich flach, bei *beccarii* länglich rund, sehr schmal und mit dorsaler Crista. Außerdem weicht *beccarii* durch die Dicke seiner Schädelknochen von den *Rana*-Arten ab, die oft (Maxillare, Pterygoid, Angulare) in sich geschwungen sind. Die eingangs erwähnten drei Höcker an der Unterkieferspitze sind am präparierten Schädel noch markanter zu sehen. Im Gegensatz zu den *Rana*-Arten ist das Prooticum bei *beccarii* länglich, nach beiden Seiten zu rundlich abfallend, also ohne seitlich hochstehende Abriegelung an dessen Hinterrand wie bei den *Rana*-Arten.

Zusammenfassend ergibt sich, daß der Schädel von *beccarii* von den untersuchten Vertretern der Gattung *Rana* in einigen wesentlichen Punkten abweicht. 1. Das Verhältnis Länge zu Breite ist bei *beccarii* zugunsten der Breite verschoben. 2. Der *beccarii*-Schädel ist stark abgeflacht. 3. Bei *beccarii*

ist der Processus zygomaticus, der dem Oberkieferbogen eng aufliegt, gewaltig entwickelt. 4. Auch die Ossa pterygoidei sind bei *beccarii* stark entfaltet. 5. Die nur schmalen, im Querschnitt rundlichen Parietofrontalia besitzen bei *beccarii* eine median hochgewulstete Crista. 6. Die Schädelknochen sind insgesamt bei *beccarii* bedeutend stärker, verglichen mit den *Rana*-Arten etwa gleicher Kopfgröße. 7. Auffällig ist die in sich stark geschwungene Form einiger Knochen. 8. Bei *beccarii* ist das Prooticum länglich, abgerundet, ohne seitlich hochstehende Abriegelung am Hinterrand. 9. Das Fehlen der Vomerzähne ist für *beccarii* bezeichnend, ebenso 10. die markante Ausbildung der drei Höcker an der Spitze des Unterkiefers.

2a 2b 2c

Abb. 2. Unterschiedliche Ausbildung in der Bezahnung des Vomer. a) *Rana esculenta*, b) *Hydrobatrachus beccarii*, c) *Trichobatrachus robustus*

Die Unterfamilie Telmatobiinae wird zu den Leptodactylidae gestellt (Vellard 1951). Sie ist zumindest mit einigen Vertretern rein aquatil. Das ist für die Gruppe der Pfeiffrösche eine ungewöhnliche Entwicklung, weil die meisten von ihnen sich als erwachsene Tiere vom Wasser weitgehend loslösen können, manche Vertreter, so die Gattung *Eleuterodactylus*, benötigen nicht einmal zum Laichgeschäft das Wasser. Daher fehlen vielen Angehörigen dieser Anurengruppe auch Schwimmhäute völlig. *Leptodactylus pentadactylus* kann als typischer Vertreter der *Leptodactylidae* mit vorwiegend landgebundener Biologie betrachtet werden. Daher sei er zu *Telmatobius culeus* in Vergleich gestellt.

3a 3b

Abb. 3. Rechter Hinterfuß von a) *Telmatobius culeus*, b) *Leptodactylus pentadactylus*

Im folgenden seien die anatomischen Merkmale des Schädels von *Telmatobius* denen von *Leptodactylus* vergleichend gegenüber gesetzt.

Der Schädel beider Arten ist breiter als lang; jener von *Telmatobius* stark abgeflacht, der von *Leptodactylus* durch einen Knick der Nasalpartie gegenüber dem Schädeldach recht erheblich erhöht. Bei beiden sind Maxillarzähne vorhanden, bei *Leptodactylus* auch Vomerzähne, die *Telmatobius* fehlen. Die

Parietofrontalia bilden bei *Leptodactylus* eine einheitliche, gerade Fläche, bei *Telmatobius* sind sie schwach entwickelt und median nicht verwachsen, so daß ein offener Spalt frei bleibt. Die Prootica hingegen besitzen bei beiden flache, längliche Mulden ohne Kanten an den Seiten. Der Processus zygomaticus ist bei *Leptodactylus* kurz, unscheinbar, jener von *Telmatobius* gewaltig entwickelt und hornartig einwärts gekrümmt. Das Os pterygoideus von *Leptodactylus* ist schlank und zart, das von *Telmatobius* als Stütze des am Quadratum nur locker befestigten Oberkieferbogens stark entwickelt. Nur geringfügige Abweichungen ergeben sich beim Vergleich der übrigen Knochenelemente.

Gegenüber dem vorwiegend terrestrischen *Leptodactylus* hebt sich *Telmatobius* ab durch: 1. die starke Abflachung des Schädels, 2. das Fehlen der Vomerzähne, 3. die nur schwache Entwicklung der Parietofrontalia, die median nicht miteinander verwachsen einen Spalt freilassen, 4. die gewaltige Entwicklung des hornartig einwärts gekrümmten Processus zygomaticus, 5. die ebenfalls starke Entwicklung des Os pterygoideus, 6. die nur lockere Anheftung des Quadratomaxillare am Quadratum.

Beim Vergleich der Liste der Unterschiede der aquatilen Formen *beccarii* und *culeus* gegenüber ihren semiaquatilen oder terrestrischen Verwandten aus den Gattungen *Rana* und *Leptodactylus* zeigen sich einige Merkmale, die sowohl *culeus* als auch *beccarii* auszeichnen. Diese sind: 1. Abflachung des Schädels, 2. gewaltige Entwicklung des Processus zygomaticus, 3. starke Entwicklung des Os pterygoideus, 4. fehlende Vomerzähne.

Da die eben aufgeführten gemeinsamen Merkmale den aquatil lebenden Formen systematisch entfernt stehender Gruppen zukommen, kann wohl angenommen werden, daß bei sekundär aquatil gewordenen Anuren in gleichsinniger Weise Knochenelemente ihres Schädels umgebildet werden. Es liegt nahe, die oben angeführten Merkmale als Adaptivmerkmale aquatil gewordener Anuren zu bezeichnen. Weitere Untersuchungen sind jedoch noch notwendig, um die Allgemeingültigkeit dieser Aussage zu festigen.

Nach Ausschaltung dieser gemeinsamen, wahrscheinlich auf Adaptation beruhenden Merkmale bleiben die Strukturen übrig, in denen sich sowohl *Leptodactylus* von *Telmatobius* als auch die untersuchten Arten der Gattung *Rana* von *beccarii* unterscheiden. Es sind dies Merkmale, die, von taxionomischer Bedeutung, eine Gruppierung der Anuren in systematische Kategorien zulassen dürften.

Am Schädel ist von systematischer Bedeutung zwischen *Leptodactylus* und *Telmatobius* der unterschiedliche Verwachsungsgrad der Parietofrontalia. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Gattungen sind also am Schädel gering.

Bei weitem anders ist das Verhältnis zwischen den Vertretern der Gattung *Rana* und dem aquatilen *beccarii*. Nach Ausschaltung der Merkmale, die ein an das subaquatile Leben angepaßter *Rana* zeigen könnte — die oben beschriebenen Adaptivmerkmale —, bleiben doch noch mehr trennende Be-

sonderheiten als zwischen *Leptodactylus* und *Telmatobius*. *Beccarii* weicht von den *Rana*-Arten ab durch: 1. den breiteren Schädel, 2. die für *Rana* ganz ungewöhnliche Form des Prooticums, 3. die in sich geschwungene Form der Knochen, 4. und deren bedeutende Dicke, 5. die andere Konstruktion des Schädeldaches durch die Parietofrontalia.

Es sind dies Merkmale, die sich nicht als Anpassungserscheinungen erklären lassen, ihre Ursache muß man vielmehr in der Phylogenie dieser Art suchen.

Auch ohne Kenntnis der anderen äußeren und anatomischen Besonderheiten würde die völlig andere Struktur des Schädels genügen, den aquatilen Anuren *beccarii* von den Fröschen der Gattung *Rana* zu trennen. Dieses erscheint mir um so gerechtfertigter, da die von mir untersuchten übrigen Arten der Gattung *Rana* alle den gleichen Bauplan aufweisen, also recht einheitlich sind. Ihre Schädel zeigen nur sehr geringfügige artliche Abweichungen.

Durch einige eigenartige Besonderheiten zeichnet sich *Trichobatrachus robustus* aus, der, ebenfalls zu den Ranidae gehörig, im Unterschied zur Gattung *Rana* eine senkrechte Pupille aufweist. Ausstülpbare, krallenartige Endglieder an den Zehen sind vorhanden, außerdem aber haftscheibenartige Gebilde, über die ich keine Angabe finden konnte.

Der Schädel dieser Art ist breiter als lang und in eigenartiger Weise stark abgeflacht. Maxillarzähne sind vorhanden, Vomerzähne angedeutet (vgl. Abb. 2). Im Zusammenhang mit der Schädelabflachung sind die Maxillaria aus ihrer senkrechteren Stellung heraus etwas stärker in die horizontale Lage hineingedreht. Die Quadratomaxillaria sind sehr schmal und dünn und liegen dem Quadratum nur lose an. Das Tympanicum ist trotz des flachen Schädels lang und recht senkrecht gestellt, aber dennoch ausgeprägt mit dem kaudal gerichteten Teil des Os pterygoideus verwachsen. Die Parietofrontalia sind fest miteinander verwachsen und bilden eine breite, stabile Platte, die an Bufoniden-Verhältnisse erinnert. Der Processus zygomaticus ist kurz, schmal und leicht einwärts gekrümmt an dem abgerundeten, distalen Ende. Das Prooticum erscheint stabförmig, im Querschnitt rund, verbreitert sich medianwärts plattenähnlich und wird durch eine schmale, flache Rinne äußerlich vom kaudalen Teil des Schädeldaches getrennt. Ohne die genauere Kenntnis der verwandten *Trichobatrachus*- und *Nyctibates*-Arten mit ähnlicher bzw. anderer Lebensweise ist es noch nicht möglich, den Eigenarten von *Trichobatrachus robustus* systematischen oder funktionellen Wert zuzusprechen. Erweisen sich die Schädelabflachung dieser Art, die Schrägstellung der Maxillaria und die nur lockere Anheftung des Quadratomaxillare am Quadratum als taxionomisch nicht wichtig, ließen sich diese Merkmale vielleicht als Anpassungserscheinung an die semiaquatile Lebensweise in reißenden Gebirgsbächen deuten. Ich halte eine solche Deutung für möglich, aber noch nicht gesichert.

Besonderheiten der Knochen jedoch können verständlicher werden, betrachtet man die ihnen anhaftende Muskulatur. So wurde der Kaumuskulatur Aufmerksamkeit zuteil.

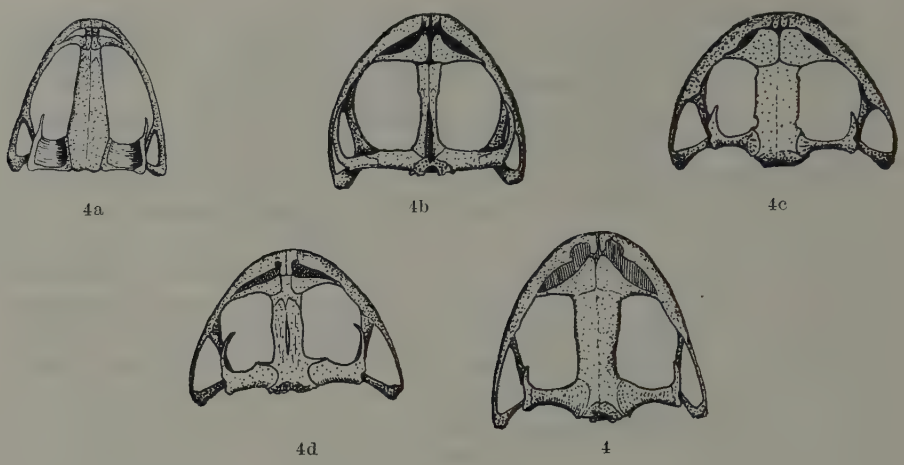


Abb. 4. Schädel verschiedener Anuren in Aufsicht. a) *Rana temporaria*, b) *Hydrobatrachus beccarii*, c) *Trichobatrachus robustus*, d) *Telmatobius culeus*, e) *Leptodactylus pentadactylus*

Zunächst seien die topographischen Besonderheiten von *beccarii* beschrieben und vergleichend den einheitlichen Befunden bei Arten der Gattung *Rana* gegenüber gestellt.

Wie bei den *Rana*-Arten findet sich auch beim abgehäuteten *beccarii* kein Einschnitt zwischen Kopf und Rumpf, weil eine Partie des Depressor mandibulae die Schultermuskulatur überlagert, bei den *Rana*-Arten in starkem Maße und fächerartig ausgebreitet, bei *beccarii* weniger. Die andere Partie dieses Muskels zieht sich am Tympanicum hoch. Der Mandibularis externus — bei den *Rana*-Arten in bestimmter Proportionierung zum Processus zygomaticus reichend — ist bei *beccarii* weitgehend reduziert. Zwar zieht er schwach angedeutet vom Goniale kommend unter den Oberkiefer, findet aber keinen Platz zum Ausdehnen, da der Processus zygomaticus dem Maxillare aufliegt. Erst nach Entfernung des Processus und eines Teiles des Maxillare findet man einige stark reduzierte Muskelfasern, die sowohl zum Mandibularis externus als auch zur Pars tympanica des Pterigoideus posterior gehören können. Diese Fasern lagern sich räumlich der etwas kürzer bleibenden, gut entwickelten Pars articularis an. Alle drei Muskelpartien liegen so eng zusammen, als seien sie ein einziger Muskel und bilden eine funktionelle Einheit von allerdings nur sehr begrenzter Wirkung. Bei den *Rana*-Arten hingegen sind Pars tympanica — am Tympanicum innen hochziehend — und Pars articularis, klein und in den Mundwinkel gedrückt, voneinander deutlich getrennt. Bei *beccarii* ist der auffallendste und stärkste Muskel der Cranio-mandibularis (bei den *Rana*-Arten in geringeren Größenmaßen von der Orbitalhöhle her sich über das Prooticum bis zu dessen hinterer Abriegelung erstreckend), der bei der großen Kopfbreite von *beccarii* ein bedeutendes Flächenausmaß einnimmt. Trotzdem wölbt er sich zusätzlich noch stark in die Höhe. Er umgreift, unterm Oberkiefer und dem ihm aufliegenden Processus zygomaticus durchziehend, von der Orbitalhöhle her das abgerun-

dete, längliche Prooticum und senkt sich an dessen Hinterrand in die Tiefe. Medianwärts berühren die beiderseitigen Muskelpakete zwar die Crista auf den schmalen Parietofrontalia, nutzen sie aber nicht als zusätzliche Muskelansatzfläche. Der starke Processus zygomaticus umgibt seitlich den gewaltigen Muskel wie ein Faßreifen. MERTENS (1952) beschrieb diesen großen, durch die Haut sich vorwölbenden Muskel auch bei seinen lebenden Tieren. Bei den *Rana*-Arten wie bei *beccarii* findet sich der Pterygoideus anterior flach und nicht sehr kräftig in der Orbitalhöhle.

Vergleicht man Ausmaß und Lage der Kaumuskeln der untersuchten Vertreter der Gattung *Rana* mit den von *beccarii,* so weicht letzterer durch folgende Merkmale ab: 1. die Gestalt der flächenhaften Partie des Depressor mandibulae (nicht fächerförmig), 2. die gewaltige Entwicklung des Craniomandibularis, 3. die weiter kaudalwärts an ihren hinteren unteren Rand des Prooticums verlagerte Ansatzstelle des Cranio-mandibularis, 4. die weitgehende Reduktion des Mandibularis externus, 5. die starke Reduktion beider Partien des Pterygoideus posterior. Bei *beccarii* werden also neben der kraftvollen, verstärkten Entfaltung einiger Kopfmuskeln andere Kopfmuskeln oder deren Teile reduziert.

Die Kaumuskeln von *Trichobatrachus robustus* sind abweichend gelagert. Sie sind ähnlich wie bei den Bufoniden im Verhältnis zur Schädelgröße gering an Masse. Der Depressor ist deutlich zweiteilig, wobei der flächenhafte Teil nicht fächerartig die Schultermuskeln überlagert, sondern im Bau an *beccarii* erinnert. Der Cranio-mandibularis übergreift von der Orbitalhöhle her das Prooticum und befestigt sich an dessen hinterem unteren Rand. Der Pterygoideus anterior inseriert wie stets flächig von der Orbitalhöhle her seitlich an den Parietofrontalia. Gut entwickelt ist der Mandibularis externus, der in breiter Fläche am Goniale inserierend sich nach oben verjüngend am Processus zygomaticus befestigt. Kurz, breit und dreieckig in den Mundwinkel gedrückt ist die Pars articularis; die Pars tympanica zieht sich am Tympanicum hoch.

Zeigten sich am Schädel von *Trichobatrachus robustus* Abflachungserscheinungen, die vielleicht mit der semiaquatilen Lebensweise in reißenden Gebirgsbächen zusammenhängen könnten, da die Laichzeit sich über eine große Zeitspanne erstreckt (MERTENS gibt 9—10 Monate für den Kamerunberg an, nicht in Brunst Januar — April), so weisen die Kaumuskeln keine Besonderheiten auf, verglichen mit anderen Anuren semiaquatiler Lebensweise. Auf Grund der Kaumuskeln müßte man annehmen, daß *Trichobatrachus robustus* trotz seiner starken Gebundenheit an fließendes, kaltes Wasser doch am Lande Nahrung aufnimmt. Eine Bestätigung fand ich durch eine Magenuntersuchung, wobei noch gut identifizierbare Reste von Landkäfern zutage traten (Tibien, Kopf, Collum, Elytren).

Nun zu *Leptodactylus* und *Telmatobius:* Die untersuchten Arten beider Gattungen weisen abgehäutet keinen Einschnitt zwischen Kopf und Rumpf auf, da bei beiden der flächenhafte Teil des Depressor mandibulae sich fächerartig über dem vorderen Teil der Schultermuskulatur ausbreitet. Der tym-

panale Anteil stellt jedoch eine kompakte Masse dar und reicht bis zum hinteren Rand des Prooticums. Bei *Leptodactylus* ist der vom Goniale herkommende Mandibularis externus, der unter dem Oberkiefer durchziehend bis zum Annulus tympanicus und dem Processus zygomaticus reicht, entsprechend der Kopfgröße normal entwickelt. Bei *Telmatobius* ist dieser Muskel sowie die Pars articularis verschwindend klein, während die Pars tympanica, sich dem Cranio-mandibularis anschmiegend, recht stark entwickelt ist. Bei *Leptodactylus* fand ich beide Teile normal in Größe und Lage. Bei dieser Form ist auch der Cranio-mandibularis im Verhältnis zu den anderen Muskeln normal entwickelt. Er entspringt am Goniale, zieht durch die Orbitalhöhle und befestigt sich am hinteren Rand des Prooticums. Sehr kräftig entwickelt ist dieser Muskel bei *Telmatobius*, wo er sich gewaltig in der Region der Orbitalhöhle und des Prooticums ausdehnt und hochwölbt und sich am hinteren unteren Prooticumrand befestigt. Bei beiden etwa gleich entwickelt ist der Pterygoideus anterior.

Beim Vergleich des aquatilen *Telmatobius* mit dem semiaquatilen bis terrestrischen *Leptodactylus* ergeben sich also Unterschiede. *Telmatobius culeus* weicht von *Leptodactylus pentadactylus* ab durch: 1. die gewaltige Entwicklung des Cranio-mandibularis, 2. die weitgehende Schwächung des Mandibularis externus, 3. die Verminderung der Pars articularis des Pterygoideus posterior.

Es ergibt sich somit zusammenfassend, daß jeweils die aquatilen Vertreter *culeus* und *beccarii* sich durch gleichsinnige Unterschiede gegenüber den Vergleichsarten abheben: 1. die auffallende Vergrößerung des Cranio-mandibularis, 2. die Unterdrückung der übrigen Kaumuskeln, die den Mund schließen helfen.

Es ist also festzustellen als Folgerung aus den Muskeluntersuchungen, daß bei aquatilen Anuren der Cranio-mandibularis dahin tendiert, als alleiniger Muskel dem Depressor mandibulae entgegenzuwirken. Seine kraftvolle Entfaltung geht Hand in Hand mit der Reduktion besonders des Mandibularis externus und der Pars articularis. Es kann dies kein phylogenetisch bedingtes Merkmal sein, da es bei Anuren gleichen Biotops, aber verschiedener systematischer Zugehörigkeit auftritt. Der Schluß auf eine Anpassungserscheinung ist wohl berechtigt.

Im Zusammenhang mit dieser Muskelbesonderheit wird auch die Vergrößerung einiger Skelettelemente verständlich. Der stark vergrößerte Processus zygomaticus legt sich nach außen hin schützend um den starken Muskel. Gleichfalls als Adaptivmerkmal bezeichnet wurde die Verstärkung des Os pterygoideus. Es legt sich stützend an das Maxillare, da das Quadratomaxillare bei aquatilen Anuren zu einer Reduktion neigt (bei *Pipa pipa* völlige Reduktion, STADIE 1961). Es ist weiterhin verständlich, daß die enorme Verstärkung des Os pterygoideus dazu dient, den von oben her vermehrten Druck des mächtigen Cranio-mandibularis gegenüber der Mundhöhle abzufangen. So ist dieser Muskel nach außen und innen von je einem verstärk-

ten Knochenelement eingedämmt: dem Processus zygomaticus und dem Os pterygoideus.

Beim Vergleich wird wieder deutlich, daß sich *beccarii* von typischen *Rana*-Vertretern durch Merkmale unterscheidet, die nicht unter die eben besprochenen Adaptivmerkmale fallen: 1. die nicht fächerförmige Gestaltung der flächigen Partie des Depressor mandibulae, 2. die weiter kaudalwärts verschobene Ansatzstelle des Cranio-mandibularis am Prooticum. Der zweite Punkt steht im Zusammenhang mit dem Fehlen der hinteren Abriegelung des Prooticums, wie sie bei den *Rana*-Arten auftritt, einem Merkmal, dem systematischer Wert zugesprochen wurde. Es ist auch nicht einzusehen, daß der erste Punkt eine Anpassungserscheinung wäre, denn dann wäre ihr Auftreten auch bei *Telmatobius* zu erwarten. Auch der Struktur dieser Muskelpartie ist wohl ein systematischer Eigenwert zuzusprechen. Beim Vergleich von *Telmatobius* und *Leptodactylus* fehlen diese oder entsprechende Unterschiede. Die beiden Formen unterscheiden sich nur durch eine Umproportionierung von Cranio-mandibularis und Mandibularis externus nebst Pars articuris, also lediglich durch Anpassungsmerkmale, welche durch die sehr unterschiedliche Lebensweise bedingt sein werden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß: 1. sich bei den Kaumuskeln wohl deutlich adaptive Erscheinungen beobachten lassen, die in engem Zusammenhang mit einigen gleichfalls adaptiven Schädelmerkmalen stehen, 2. die Kaumuskeln aber weniger Anhaltspunkte für taxionomisch bedeutsame Merkmale liefern, als es für die Knochenelemente der Schädel zu gelten hat. 3. Trotzdem läßt sich erkennen, daß die Muskeln von *beccarii* arteigene Besonderheiten aufweisen, die phylogenetisch bedingt sein müssen und die bei den von mir untersuchten Vertretern der Gattung *Rana* nicht zu ermitteln sind.

Zur Homologisierung der Muskeln wird die Innervierung herangezogen. Außer dem Depressor mandibulae werden die Kaumuskeln vom dritten Ast des Trigeminus versorgt, dem Ramus mandibularis. Lubosch (1914) und Luther (1914) zeigten, daß bei *Hyla spec.*, *Rana mugiens* und *Bufo granulosus* der Verlauf des Hauptstammes unterschiedlich war. Meine Untersuchungen (Stadie 1961) ergaben, daß sich ein gruppenkonstanter Verlauf dieses Ramus mandibularis feststellen läßt, obwohl die einzelnen Nervenabzweigungen in die Muskeln hinein von Individuum zu Individuum leicht variieren können und sogar eine Asymmetrie von rechter und linker Seite vorkommt.

Der Ramus mandibularis tritt gemeinsam mit dem Ramus maxillaris aus dem Foramen prooticum und verläuft orbitalwärts zwischen Pterigoideus anterior und Cranio-mandibularis. Hier entläßt er stets einen Zweig in diese beiden Muskeln, wie schon Lubosch (1914) beschrieb. Soweit stimmt die Innervierung bei allen Anuren überein, die gruppentypischen Abweichungen zeigen sich im nun folgenden Verlauf des Hauptstammes.

Zuerst sei die Innervierung der Kopfmuskeln von *beccarii* vergleichend zu den der *Rana*-Arten beschrieben, wobei der obere, konstante Verlauf nicht

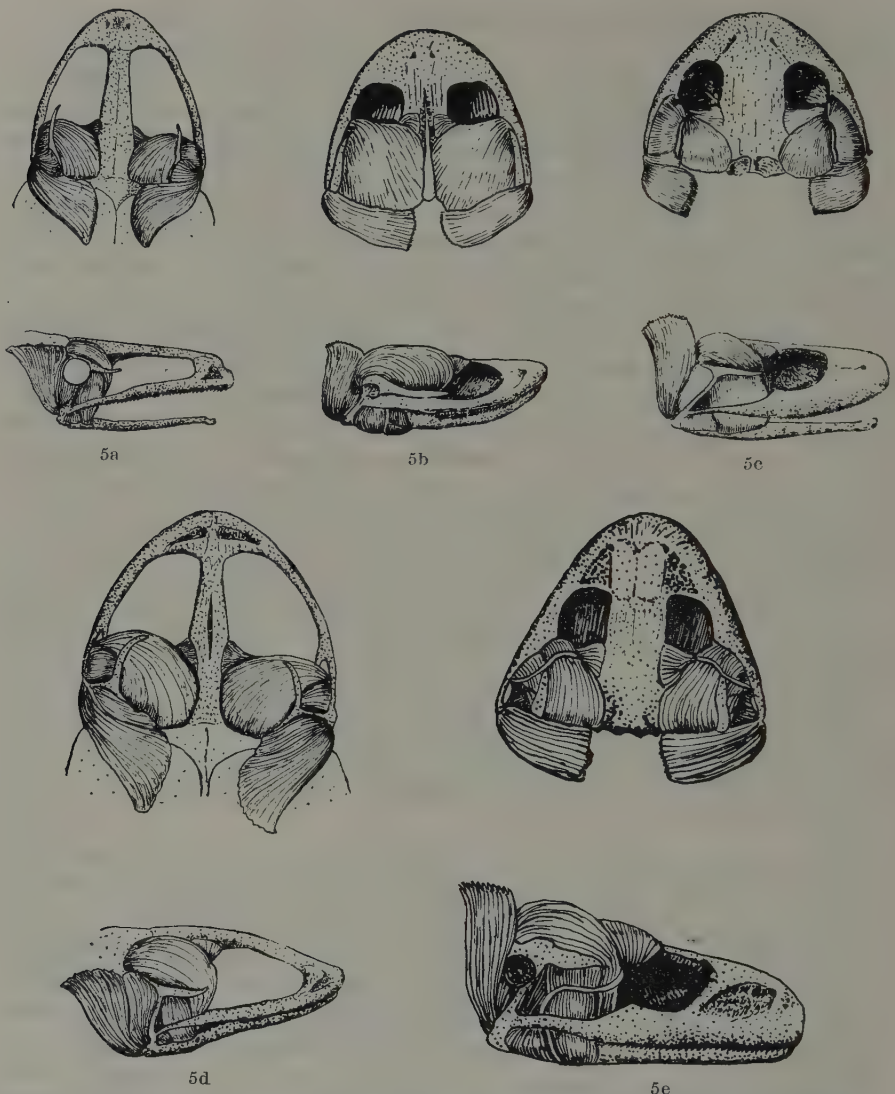


Abb. 5. Anordnung der Kopfmuskulatur von a) *Rana temporaria*, b) *Hydrobatrachus beccarii*, c) *Trichobatrachus robustus*, d) *Telmatobius culeus*, e) *Leptodactylus pentadactylus*. Seitenansicht jeweils unter der Aufsicht

weiter erwähnt zu werden braucht. Nachdem der Ramus mandibularis zwischen Pterigoideus anterior und Cranio-mandibularis hervorgetreten ist, biegt er bei beiden Formen um den letztgenannten Muskel herum und schiebt sich bei *beccarii* ventralwärts ziehend unter den Processus zygomaticus und das Quadratomaxillare, wo er zwischen die reduzierten Muskelfasern von Mandibularis externus und der Pars tympanica eindringt, die er gemeinsam mit einem langen, medianwärts gerichteten Ast innerviert. Weitere Seiten-

zweige in diese Fasern sind bei *beccarii* nicht vorhanden. Bei den *Rana*-Arten hingegen biegt der Ast zwischen die normal entwickelten Muskeln von Cranio-mandibularis und Mandibularis externus ein, wo er, zwischen diesen Muskeln ventralwärts ziehend, den Mandibularis externus nacheinander mit zwei (manchmal drei) Abzweigungen versorgt, von denen eine sich gabelnd rückläufig die Pars tympanica innerviert. Bei den *Rana*-Arten wie auch bei *beccarii* wird die Pars articularis (wie fast immer bei Anuren) von einem selbständigen, langen, dünnen Zweig innerviert. Der Hauptstamm verläuft wie stets über den Unterkiefer und an dessen unterem Innenrand nach vorn zum Submentalis.

Zusammenfassend ergibt sich, daß die für die *Rana*-Arten, aber auch andere Anuren übliche mehrfache Abzweigung von Nerven in einige Kaumuskeln bei *beccarii* durch die Unterdrückung gerade dieser Muskeln unterbleibt. Die Unterschiede in der Innervierung der Trigeminus-Muskulatur lassen sich bei *beccarii* und den *Rana*-Arten auf die Unterschiede der Muskulatur zurückführen.

Auch bei *Trichobatrachus robustus* verläuft der Ramus mandibularis zunächst „konstant". Dann biegt er um den Cranio-mandibularis herum und dringt abwärtsziehend zwischen diesen Muskel und den Mandibularis externus, den er sehr bald mit einem kurzen, dicken Zweig innerviert. Etwa an der gleichen Abzweigungsstelle wird ein langer, dünner Ast in die Pars tympanica entsandt, die also, was selten vorkommt, einen selbständigen Nervenzweig erhält. Weiter unten zweigen noch zwei Äste in den Mandibularis externus ab; etwa in gleicher Höhe ein Zweig in entgegengesetzter Richtung, von dem nicht festzustellen war, ob er die kleine Pars articularis oder die Pars tympanica zusätzlich innervierte. Der Hauptstamm verläuft dann, äußerlich sichtbar, zwischen Mandibularis externus und Pars articularis zum Unterkiefer, wo er an dessen Innenkante zum Submentalis zieht. Bei *Trichobatrachus robustus* erinnern der Verlauf des dritten Trigeminusastes sowohl wie die Innervierung der einzelnen Kaumuskeln an Verhältnisse, wie sie sich bei der Gattung *Rana* finden.

Nun zu *Leptodactylus pentadactylus* und *Telmatobius culeus*: Nachdem der Ramus mandibularis zwischen Cranio-mandibularis und Pterygoideus anterior hervorgetreten ist, biegt er sich um den erstgenannten Muskel herum und verläuft auf diesem und dem anliegenden Mandibularis externus zum Unterkiefer, also subkutan auf den Muskeln, nicht zwischen ihnen. Bei beiden Formen sind es drei Seitenzweige, die sich von oben her in den Mandibularis externus hineinsenken, wobei sich der dritte gabelt und die Pars tympanica ebenfalls innerviert. Unterschiede ergaben sich nur in der Stärke und Länge der abgezweigten Nerven: Der erste sich in den Mandibularis externus hineinsenkende Ast ist bei *Telmatobius* kräftig, bei *Leptodactylus* dünn und zart. Der zweite hingegen bei *Telmatobius* schwach und bei*Leptodactylus* kräftig. Der dritte sich gabelnde Ast verläuft bei *Telmatobius* den Mandibularis externus von hinten umgreifend in diesen hinein, wobei der hier abgespaltene

Nebenzweig rückläufig zur Pars tympanica zieht; bei *Leptodactylus* senkt sich der dritte Zweig von oben her in den Mandibularis externus, gabelt sich in etwa halber Tiefe, wobei der kurze, zarte Seitenzweig in diesem Muskel bleibt, während der längere durch diesen gerade hindurchziehend in die Pars tympanica eindringt. Einen selbständigen Nervenast erhält bei beiden Formen die Pars articularis.

Trotz der durch die verschiedene Lebensweise bedingten unterschiedlichen Ausmaße der Kaumuskeln bei *Telmatobius culeus* und *Leptodactylus pentadactylus* ist deren Innervierung bei beiden doch nahezu identisch. Am auffallendsten ist die Übereinstimmung im Verlauf des Hauptstammes des dritten Trigeminusastes: Bei beiden subkutan auf allen Kaumuskeln, nicht zwischen ihnen. Es läßt sich auch hier offensichtlich ein für Leptodactyliden gruppenspezifischer Verlauf dieses Nervenastes konstatieren. Zusammen mit den übrigen gemeinsamen Merkmalen von beiden Arten kann in bescheidenem Maße auch der gleiche Nervenverlauf dazu dienen, eine engere Verwandtschaft der *Telmatobius*-Formen mit den *Leptodactylus*-Arten als sicher zu betrachten.

Es sei noch ein vierter Punkt geprüft: Die „klassische" Systematik der Frösche mißt der Beschaffenheit der Brustgürtel große Bedeutung bei und teilte die Anuren in zwei große Kategorien ein: die arciferalen und firmisternalen Froschlurche. Seit Noble (1930) erwies sich immer wieder, daß es Übergänge zwischen beiden Typen und auch solche Brustbeine gibt, die sich nicht mit diesen Bezeichnungen charakterisieren lassen.

Ein typisches Beispiel für den firmisternalen Brustgürtelbau bietet die Gattung *Rana*. Ihr Brustbein beschrieb schon Gaupp (1896) sehr genau. Claviculae und Coracoide legen sich median fest aneinander, so daß es zu einer Verwachsung kommt. Das im proximalen Teil knöcherne Episternum trägt eine knorpelige, runde Endplatte. Auch das Sternum ist proximal knöchern, gestielt, mit knorpeliger Endplatte.

Anders ist der Brustgürtel bei *beccarii* beschaffen. Hier stoßen Claviculae und Coracoide median nicht zusammen, so daß sie auch nicht verwachsen können. Zwischen ihren mediangerichteten, freien Enden dehnt sich eine umfangreiche Knorpelplatte aus. Wie bei manchen arciferalen Brustgürteln sind die Claviculae leicht nach innen geschwungen. Das Episternum ist länglich, gestielt, mit runder Endplatte, weist aber kein knöchernes Element auf im Unterschied zu dem firmisternalen Brustbein der Gattung *Rana*. Eine als Sternum deutbare Knorpelplatte sitzt kaudal an der medianen Knorpelplatte an und ist am Ende stark gekerbt.

Wie man sieht, hat *beccarii* kaum Gemeinsamkeiten in den Brustgürtelverhältnissen mit der Gattung *Rana*. Auch in diesem Punkt steht die Art abseits und läßt sich nicht in die Gattung *Rana* einreihen, ohne deren Kennzeichnung erheblich zu verändern. Vielmehr muß auch auf Grund des Brustgürtels *beccarii* eine von der Gattung *Rana* seit längerem isolierte Eigenentwicklung zugesprochen werden.

Bei orientierenden Untersuchungen an in der Metamorphose befindlichen *Rana esculenta* fand ich, daß in diesem Alter der firmisternale Brustgürtel noch nicht vorhanden ist. Von den Schultergelenken her wachsen Claviculae und Coracoide medianwärts aufeinander zu und enden frei. Zu der typischen Aneinanderlegung und Verwachsung der Knochen kommt es erst allmählich. Der vorübergehende Zustand bei *Rana esculenta* während der Metamorphose ähnelt mit Abweichungen dem des Brustbeines, wie es *beccarii* zeitlebens zeigt. Es wäre daher die Frage möglich, ob der Brustgürtel von *beccarii* eine primitivere Stufe einnimmt als der im eigentlichen Sinne firmisternale Brustgürtel.

Firmisternal im engeren Sinne ist der Brustgürtel von *Trichobatrachus robustus*. Wie bei *Rana* stehen Claviculae und Coracoide parallel zueinander und die Hälften sind median fest verwachsen. Das Episternum weist einen stielartigen, knöchernen proximalen Teil auf, die knorpelige Endplatte ist rund. Abweichend von *Rana* und an *beccarii* anklingend ist die Gestaltung des Sternums: eine ausgedehnte, knorpelige Platte ohne knöchernes Element und am Ende tief eingekerbt.

Es ergibt sich somit, daß *Trichobatrachus robustus* innerhalb der *Ranidae* einen Brustgürtel besitzt, der den Arten der Gattung *Rana* ähnelt im Gegensatz zu dem abweichenden und isoliert dastehenden Typ von *beccarii*.

Leptodactylus pentadactylus ist arciferal, die beiden Brustgürtelhälften schieben sich übereinander. Die Claviculae sind leicht nach innen geschwungen. Das cranial aufsitzende, knorpelige Episternum ist ein länglicher Stiel mit runder Endplatte. Das Sternum weist nach einer knorpeligen Platte einen länglichen, verknöcherten Stiel auf, dem caudal eine Knorpelplatte ansitzt.

Auch bei *Telmatobius culeus* handelt es sich um den arciferalen Typ (Stadie 1961), bei dem die nach innen geschwungenen Claviculae und die Coracoide knöchern, das Episternum wie bei *Leptodactylus* beschaffen ist. Das Sternum allerdings mit einem knöchernen, flächigen Element in der Mitte ist ungestielt. Die Brustgürtel dieser beiden Arten sind sich im hohen Maße ähnlich.

Zusammenfassend ergibt die Untersuchung: Auf Grund der vielen Gemeinsamkeiten ist es berechtigt, eine engere Verwandtschaft zwischen *Leptodactylus* und *Telmatobius* anzunehmen, wie es Vellard (1951) tat. Die Unterfamilie der Telmatobiinae innerhalb der semiaquatilen bis terrestrischen Leptodactylidae tendiert in einigen Arten dahin, sekundär zur subaquatilen Lebensweise überzugehen und besondere Anpassungserscheinungen herauszubilden.

Anders sind die Beziehungen zwischen „typischen" Arten der Gattung *Rana* und *beccarii*, der bislang derselben Gattung eingereiht wurde. Bei dieser Art handelt es sich nicht um eine sekundär in das Wasser gegangene *Rana*. *Beccarii* läßt sich nicht in die Gattung *Rana* einreihen. Auf Grund der erheblichen Unterschiede zwischen *Rana*-Arten und *beccarii* erscheint es mir erfor-

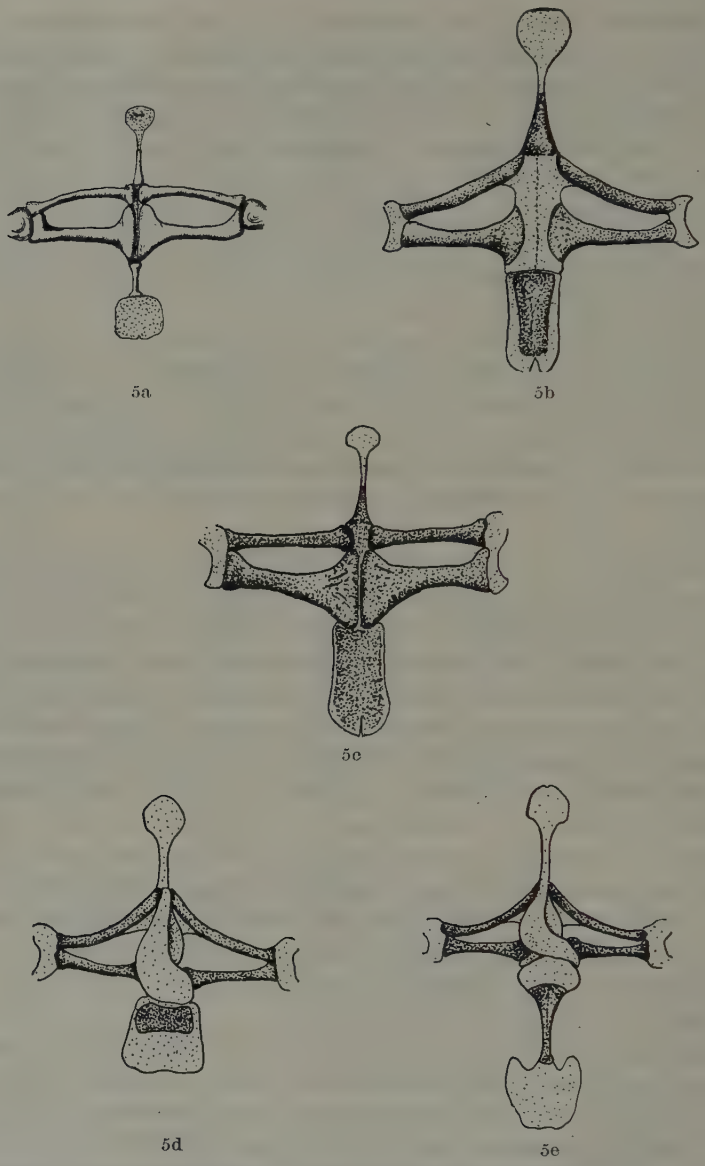


Abb. 6. Brustgürtel verschiedener Anuren. a) *Rana temporaria*, b) *Hydrobatrachus beccarii*, c) *Trichobatrachus robustus*, d) *Telmatobius culcus*, e) *Leptodactylus pentadactylus*

derlich, *beccarii* eine von *Rana* gesonderte Eigenentwicklung zuzusprechen. Eine eigene Gattung — vorerst, mit Vorsicht allerdings, noch innerhalb der Familie der *Ranidae* — wäre für *beccarii* aufzustellen. Wegen ihrer aquatilen Lebensweise belege ich die Form mit dem Gattungsnamen *Hydrobatrachus* gen. nov. Es bleibt der Zukunft überlassen, ob sich weitere ständig unter

Wasser lebende, semiaquatile oder gar terrestrische recente Anuren mit dieser Art als verwandt erweisen oder ob die Paläontologie einen Schlüssel für das Verständnis der Evolution dieser Art und ihrer Eingliederung in eine der größeren systematischen Kategorien gibt.

Diagnose

Hydrobatrachus gen. nov.

Hydrobatrachus zeichnet sich durch den breiten, flachen Schädel aus, dessen Prootica im Gegensatz zur Gattung *Rana* keine hochstehende Abriegelung an ihrem Hinterrand aufweisen, sondern nach hinten abfallen, im Querschnitt also rundlich sind. Die im Verhältnis zu etwa gleich großen Vertretern der Gattung *Rana* bei *Hydrobatrachus* viel stärkeren Knochen sind in sich geschwungen. Äußerst bezeichnend erscheint die vom Schädeldach hochgewuchtete Crista. Weiterhin wirken charakterisierend gegenüber *Rana* das Fehlen der Vomerzähne, die starke Entwicklung des Os pterygoideus und des Processus zygomaticus. Im Gegensatz zu dem firmisternalen Brustgürtel der Gattung *Rana* stoßen bei *Hydrobatrachus* Claviculae und Coracoide beider Hälften median nicht zusammen, sondern enden frei in einer median ausgedehnten Knorpelplatte.

Species typica: *Hydrobatrachus beccarii* (Boulenger 1911).

Schrifttum

Baldauf, R. J.: Morphological criteria and their use in showing bufonid phylogenie. J. Morphol. (Philadelphia) **104** (1959) 527—560.

Brattstrom, B. H.: The phylogenie of the Salientia, based on skeletal morphology. System. Zool. **6** (1957).

Gaupp, E.: Ecker-Wiederheims Anatomie des Frosches I. 3. Aufl. Braunschweig (1904).

Griffiths, J.: The phylogenie of *Sminthillus limbatus* and the status of Brachycephalidae (Amphibia Salientia). Proc. Zool. Soc. London **132** (1957) 457—487.

Herre, W.: Die Schwanzlurche der mittelmiocänen (oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluß der fossilen Formen. Zoologica, Stuttgart (1935) 87.

— Zur Problematik der Taxonomie der Anuren. Zool. Anz. **164** (1950) 394—400.

Jameson, D. L.: Life history and phylogenie in the salientia. System. Zool. **6** (1957).

Lubosch, W.: Vergleichende Anatomie der Kaumuskulatur der Wirbeltiere. Jenaische Z. f. Naturwissenschaften (1914) 51—189.

Luther, A.: Über die vom Nervus trigeminus versorgte Muskulatur der Amphibien. Acta societatis scientiarum fennicae **44** (1914).

Macedo, H. de: Vergleichende Untersuchungen an Arten der Gattung *Telmatobius* (Amphibia, Anura). Z. wiss. Zoologie **163** (1960) 355—396.

Mertens, R.: Herpetologische Ergebnisse einer Reise nach Kamerun. Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Gesellschaft, Frankfurt a. M. **442** (1938) 1—52.

— Beobachtungen an *Rana beccarii*, einem seltsamen Wasserfrosch aus Nordost-Afrika. Datz **5** (1952) 47.

Noble, G. K.: The biology of Amphibia. New York, London 1930.

Orton, G. L.: The bearning of larval evolution on some problems in frog classification. System. Zool. **6** (1957).

Perret, J. L.: Etudes Herpétologiques Africaines II. Bulletin de la Société Neuchateloise des Sciences Neturelles, tome 83 (1960).

Stadie, Chr. Einige vergleichend-anatomische Bemerkungen zur Kritik von Taxonomie und Systematik der Anuren. Zool. Anz. **166** (1961) 245–257.

Vellard, J.: Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo Telmatobius y formas afines. Memorias del Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Lima No. 1 (1951).

Wright, A. H., and A. A. Wright: Handbook of frogs an toads of the Unites States and Canada. Ithaka, New York 1949.

Am 30. Oktober 1962 verstarb im Alter von 84 Jahren

Prof. Dr. phil. Dr. rer. nat. h. c.

August Reichensperger

der ehemalige Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Bonn.

Die Zoologie dankt Professor Reichensperger eine Fülle wertvoller Arbeiten. Sie wird ihm ein ehrenvolles Andenken bewahren.

Am 5. November 1962 verstarb in Hamburg der emeritierte ordentliche Professor der Hygiene

Dr. med., Dr. med. h. c. Leopold Schwarz

im Alter von 85 Jahren.

Die Zoologie verdankt Professor Schwarz eine Reihe von anregenden Untersuchungen, besonders über die Struktur der Eischale.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 27836. — Veröffentlicht unter ZLN 5039 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.
Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 217/62

Zoologischer Anzeiger

Band 169 **November 1962** **Heft 9–10**

Aus dem Institut für Haustierkunde der Neuen Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. HERRE)

Mikroskopisch-anatomischer Bau und Enzymbestand der Pansenzotten von *Giraffa camelopardalis* (L.)[1] (Ein histochemischer Beitrag zur Physiologie der Ruminantier-Vormägen)

Von

HELMUT SCHULZ[2]

Mit 8 Abbildungen

(Eingegangen am 20. Juli 1962)

Problemstellung

Die Funktionen der Vormagenmucosa von Ruminantiern sind zur Zeit noch Gegenstand lebhafter Diskussionen (s. PHILLIPSON u. CUTHBERTSON (1956), ORTH u. KAUFMANN (1961), SHAW (1962)). Während in älteren Arbeiten dem geschichteten Epithel der Pansenmucosa vorwiegend einfache Schutzfunktionen zugesprochen wurden, welche einen schädigenden Einfluß der bei den bakteriellen Zersetzungen im Pansen freigesetzten Stoffe (Fettsäuren, Aminosäuren, Amine, Ammoniak usw.) verhindern sollten, wird in den Arbeiten der letzten Jahre immer häufiger darauf hingewiesen, daß die Pansenmucosa nicht ein undurchdringlicher Schutzwall ist, sondern die Fähigkeit besitzt, Stoffwechsel-Zwischenprodukte aus dem Vormagenlumen zu resorbieren und umgekehrt durch Abgabe von Ionen das pH-Milieu im Ruminantiermagen zu beeinflussen. Weiterhin ist festgestellt, daß die Pansenmucosa zur Umwandlung von Fettsäuren befähigt ist (PENNINGTON, 1952ff.). Welche Bedeutung den Pansenzotten bei der Schaffung optimaler Temperaturverhältnisse für die Vormagenverdauung durch Symbionten zukommt, ist m. W. noch nicht experimentell untersucht, obgleich schon CORDIER (1893) auf die „Tauchsieder"-Wirkung (KRÖLLING u. GRAU 1960) hingewiesen hat. Alle obengenannten Funktionen (Schutz, Resorption, Sekretion, metabolische Leistung und Erwärmung des Panseninhaltes) sind mit physiologischen Methoden an Haustieren konstatiert. Tiere der freien Wildbahn sind jedoch für

[1] Diese Arbeit wurde mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft angefertigt.

[2] Dr. Helmut Schulz, Institut für Haustierkunde, Neue Universität, Kiel.

diesbezügliche Untersuchungen nur sehr selten herangezogen worden, so von HAUSER (1929) sowie HOFLUND und NORDQUIST (1961). Die wenigen bisher vorliegenden histochemischen Arbeiten befassen sich sogar ausschließlich mit den Verhältnissen in der Vormagenwand der Haustiere (ARVY (1962), DOBSON, BROWN, DOBSON u. PHILLIPSON (1956). Um die Diskussionsbasis über die Funktionen der Vormagenmucosa der Ruminantier zu verbreitern, sollen deshalb in dieser Arbeit die Ergebnisse histochemischer Untersuchungen mitgeteilt werden, welche an den Pansenzotten der Giraffe gewonnen wurden mit dem Ziel, den obengenannten physiologischen Funktionen entsprechende histochemisch lokalisierte Strukturen — insbesondere enzymatischer Art — zuzuordnen.

Material und Methodik

Zur Untersuchung gelangte lebenswarmes Material von einer etwa 2½ Jahre alten Giraffe (♀), welche dem Institut für Haustierkunde freundlicherweise vom Tierpark C. HAGENBEK in Hamburg für Untersuchungen zur Verfügung gestellt wurde. Besondere Befunde am Magen: keine. Mageninhalt: leicht angedaute Vegetabilien in halbflüssigem Zustand, welche das Magenlumen zu etwa 30% füllten. Histologische Untersuchungen: Fixierung in Formol 4%; Einbettung über Methylbenzoat und Benzol in Paraffin. Schnittdicke 7 μ. Färbungen: H.-E., Azan n. HEIDENHAIN, Rhodamin 1% in wäßriger Lösung, Congorot 1% in wäßriger Lösung, Aurantia 1% in Alkohol 50%, pH-Färbung nach PISCHINGER (Vorschrift: ROMEIS 1948, § 1264).

Histochemische Untersuchungen. 1. Enzyme: Für die Darstellung der Enzyme wurde in der Regel natives Gewebe verwendet (Kryostatschnitte 20 μ); nur in Einzelfällen wurde nachfixiertes Gewebe benutzt. Folgende Enzyme wurden bestimmt: Cytochromoxydase nach GRÄFF (1936), Succinodehydrase nach GOEBEL und PUCHTLER (1955), Peroxydase nach LILLIE und BURTNER (1953), unspezifische saure Phosphomonoesterase (Azoreaktion) nach GROGG und PEARSE (1952), unspezifische alkalische Phosphomonoesterase (Azoreaktion) nach GOMORI (1950 a), α-Naphthylacetatesterase nach GOMORI (1950 b), Leucinaminopeptidase nach NACHLAS, CRAWFORD und SELIGMAN (1956), Acetylthiocholinesterase nach KOELLE (1955), Aminoxydase nach BLASCHKO und HELLMANN (1953), α-Glukosidase nach RUTENBURG, LANG, GOLDBERG und RUTENBURG (1958), Carboanhydrase nach HAUSER (1958), 2. Lipide: Plasmalreaktion nach HAYES (1949), allgemeiner Lipidnachweis mit Sudanschwarz B 1% in Alkohol 70% (Kontrolle: Extraktion mit Chloroform-Alkohol aa). 3. Polysaccharide: PAS nach MCMANUS (1946), Astrablau nach STEEDMAN (1950).

Befunde der Untersuchungen

A. Makroskopische Beobachtungen

Die Pansenwand der Giraffe ist bedeckt von einer großen Zahl wenig pigmentierter, zungenförmiger Zotten verschiedener Größe (Abb. 1), die den

von BURNE (1939) im Magen des Okapi beobachteten Pansenzotten sehr ähnlich sind. Maximal erreichen sie eine Länge von 15 mm, die kleinsten sind dagegen nur als kaum sichtbare Erhebungen der Mucosawand auszumachen. Die größte Breite der stark abgeflachten Zotten liegt im oberen Drittel (Abb. 2), basalwärts verschmälern sie sich recht stark. An aufgehellten Totalpräparaten ist ein starkes medianes Blutgefäß zu erkennen, von dem zahlreiche Seitengefäße verschiedener Stärken abgehen.

Abb. 1

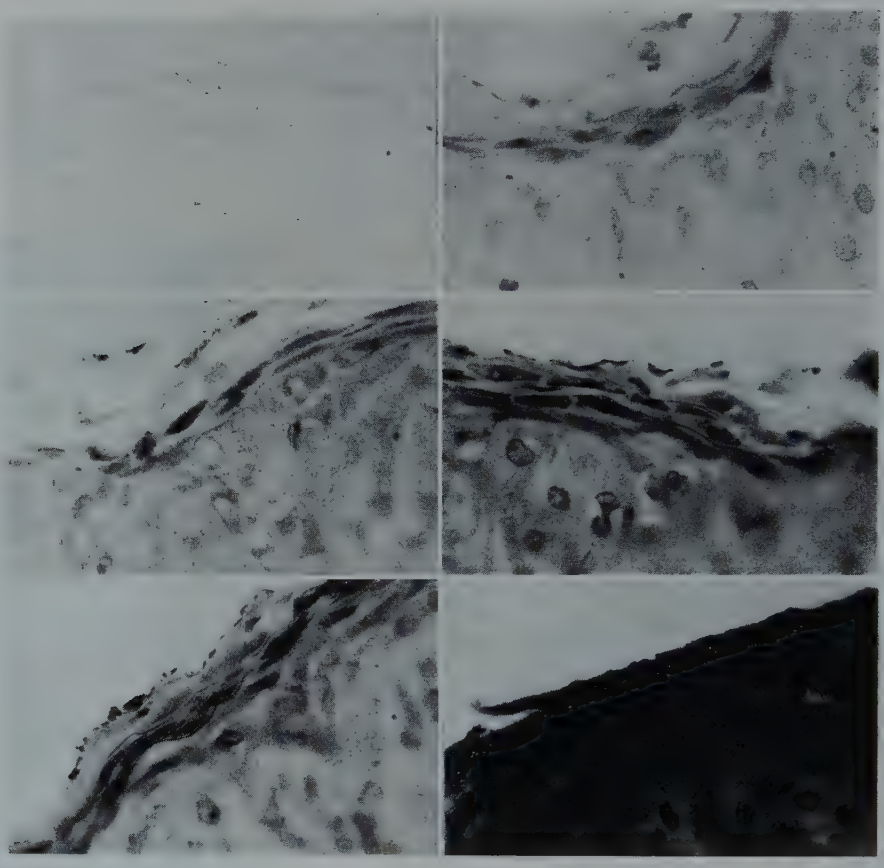
Abb. 2

Abb. 1. Pansenoberfläche mit Zotten verschiedener Größe. (Vergr. 1,7×)

Abb. 2. Pansenzotte bei schwacher Vergrößerung zur Darstellung der flachen, kuppenförmigen Oberflächenaufwölbungen über den Coriumpapillen. (Vergr. 7×)

B. Der mikroskopisch-anatomische Aufbau der Pansenzotten

Im Längsschnitt durch eine Zotte sind alle für ein geschichtetes, verhornendes Epithel typischen Zellagen zu beobachten: Stratum basale, S. spinosum, S. granulosum, S. lucidum und S. corneum. Zentral in der Zotte befindet sich eine gut entwickelte Lamina propia mucosae, welche von zahlreichen elastischen Bindegewebsfasern durchsetzt ist (Abb. Tafel II — 1 und 2) und die z. T. papillenförmig zur Mucosa-Oberfläche streben, ohne diese selbst zu erreichen („Coriumpapillen").



Tafel I

Abb. 1—6. Färbeergebnisse der pH-Färbung nach Pischinger mit m/200-Methylenblau in Veronalacetatpufferlösung nach Michaelis.

Abb. 1 = pH 1,8, Abb. 2 = pH 3,3, Abb. 3 = pH 3,8
Abb. 4 = pH 4,3, Abb. 5 = pH 4,8, Abb. 6 = pH 5,1

1. Stratum basale (Abb. 3e). Diese dem Verlauf der „Coriumpapillen" folgende Schicht zeigt keine im Rahmen der vorliegenden Arbeit besonders hervorzuhebende Eigenschaften. Es sei hier nur erwähnt, daß in ihr die Zellkerne in der Regel kleiner sind als in den darüber liegenden Zellagen des Stratum spinosum und auch des Stratum granulosum. Während aber die Kerne der Basalschicht stets oval und chromatinreich sind, runden sie sich mit der Annäherung an das Magenlumen blasig ab und zeigen gleichzeitig eine Auflockerung des Chromatingerüstes. Es sei hier aber schon vorweggenommen, daß im Stratum granulosum schließlich jedoch typische pyknotische Veränderungen auftreten, durch die der Kern zugrunde gehen dürfte.

2. Stratum spinosum (Abb. 3f und g). Gemäß der Ausbildung der Coriumpapillen ist seine Dicke recht veränderlich: während sich über den api-

Abb. 3. Längsschnitt durch eine Pansenzotte zur Darstellung der Schichtenfolge in der Mucosa. *a* = Bindegewebe in der Lamina Propria mucosae, *b* = Coriumpapille, *c* = subepidermales Blutgefäß, *d* = Kapillare in einer Coriumpapille, *e* = Stratum basale, *f* = Stratum spinosum (langgestreckte Zelle in einem Tal zwischen Coriumpapillen), *g* = abgeflachte Zellen des Stratum spinosum über der Kuppe einer Coriumpapille, *h* = Stratum granulosum, *i* = „Zelle 1. Quellung" des Stratum lucidum, *k* = stark acidophile, abgeflachte Zelle des Stratum corneum, *l* = obere Zellagen des Stratum corneum mit „Zellen 2. Quellung". (H.-E. Vergr. 270×)

kalen Enden der Papillen (Abb. 3 b) nur wenige Zellagen abgeflachter typischer Spinosumzellen befinden (Abb. 3 g), ist diese Schicht in den Tälern zwischen den Papillen mächtig ausgebildet, wobei die Zellen hier eine beträchtliche Längsausdehnung aufweisen (Abb. 3 f).

3. Stratum granulosum (Abb. 3 h und 4 a). Als geschlossene, mehrere Zellagen starke Schicht, findet sich in der oberen Region des Stratum germinativum eine typische Stratum granulosum, in dessen unteren Zellen zunächst nur vereinzelt kleinere, mit Hämatoxylin kräftig anfärbbare Keratohyalinkörnchen vorhanden sind, die nach distal immer zahlreicher werden und dann als große Schollen fast das ganze Zellumen erfüllen können. Gleichzeitig mit dem Auftreten der Keratohyalinkörner treten, wie schon erwähnt, pyknotische Veränderungen am Kern auf.

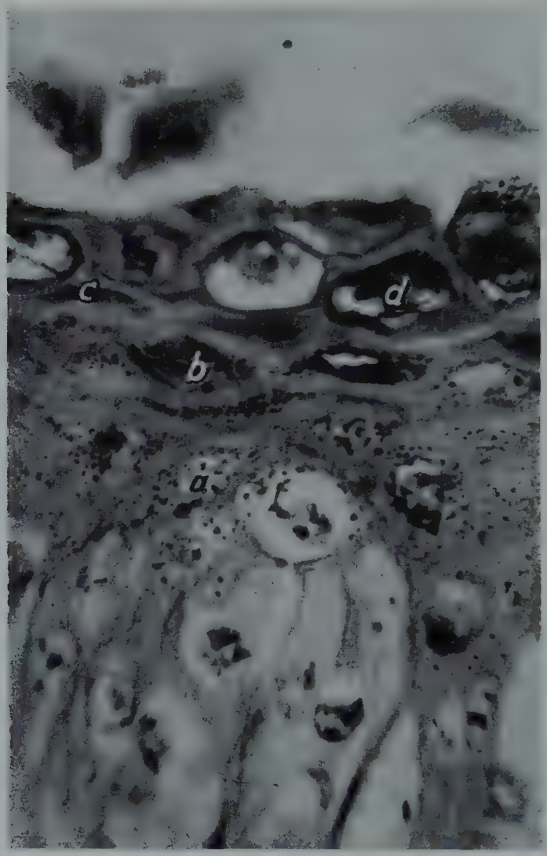


Abb. 4. Längsschnitt durch eine Pansenzotte. Darstellung der Verhornungsvorgänge in der Region des Stratum corneum, *a* = Stratum granulosum mit Keratohyalinkörnern, *b* = Zelle des Stratum lucidum mit Anzeichen einer „ersten Quellung", *c* = untere Schicht des Stratum corneum mit stark abgeflachten, acidophilen Zellen, *d* = „Zellen 2. Quellung" des Stratum corneum. (H.-E. Vergr. 1080×)

4. Stratum lucidum (Abb. 3 i und 4 b). Über die zellulären Veränderungen im Gebiet des Stratum lucidum bei verschiedenen Ruminantiern hat HAUSER (1929) berichtet. Er hebt besonders die starke Volumenzunahme der Zellen der Glanzschicht heraus (nach HAUSER (1926) = „Zellen erster Quellung"), welche sich nach dem Durchwandern der Körnerschicht einstellt. Auch bei der Giraffe fanden sich vereinzelt Zellen mit allen Merkmalen der „1. Quellung".

5. Stratum corneum. Unter starker Zellabflachung geht das Stratum lucidum bzw. Stratum granulosum in das eigentliche Stratum corneum über (Abb. 3 k, l und 4 c). Hier sind bei der Giraffe zwei scharf voneinander abgesetzte Schichten zu unterscheiden, von denen die untere durch stark abgeflachte, acidophil reagierende Zellen gekennzeichnet ist. Mit Eosin, Aurantia und besonders Rhodamin B läßt sich diese Zellschicht selektiv darstellen (Abb. 5). Eingelagert in das Plasma dieser Zellen sind jedoch sowohl granu-

läre als auch diffus verteilte, basophile Substanzen. Ebenso scharf wie sich diese untere Schicht des Stratum corneum gegen die Körner- und Glanzschicht absetzt, ist auch die Grenze zwischen dieser stark acidophilen Schicht und dem oberen Stratum corneum ausgebildet. Fast schlagartig nimmt in dieser Zone die starke Acidophile ab, bei gleichzeitigem Einschmelzen der obengenannten basophilen Zelleinschlüsse und einer deutlichen Zunahme der Zellvolumina (nach HAUSER (1929) = „Zellen 2. Quellung"). Auch hier finden sich häufig noch Reste von Zellkernen, desgleichen in denjenigen Zellen, welche sich offensichtlich schon im Stadium des Abschilfern befinden (Abb. 4).

Die pH-Färbung mit Methylenblau und Kristallponceau nach PISCHINGER (1926) vermittelt deutlichere Bilder von den angedeuteten Ladungsverhältnissen in den Schichten des Stratum corneum. Hiernach färbt sich das Cytoplasma der basalen, abgeflachten Zellen des Stratum corneum bei pH-Werten unterhalb 5,0 sehr kräftig mit Kristallponceau an, während sich dagegen die oberen Zellen des Stratum corneum [„Zellen 2. Quellung", HAUSER

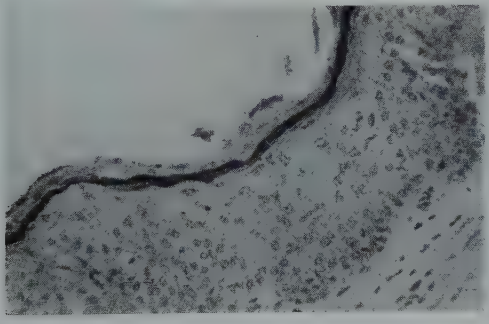


Abb. 5. Längsschnitt durch eine Pansenzotte zur Demonstration der stark acidophilen unteren Zellschicht des Stratum corneum. (H.-Rhodamin B. Vergr. 135×)

(1929)], das Stratum granulosum und das Stratum lucidum nur schwach rosa anfärben. Bei pH-Werten oberhalb 6,0 ist dagegen keinerlei Tinktion mit Kristallponceau zu erkennen. Schollenförmige Einlagerungen im Stratum granulosum und Stratum corneum zeigen zwar ebenfalls eine ausgeprägte Acidophilie, die sich in der schon erwähnten bevorzugten Aufnahme von Aurantia, Eosin, Congorot und Rhodamin B ausdrückt, aber sie färben sich bei pH = 5,0 nur schwach an und erst bei pH-Werten unter 4,0 ist bei ihnen eine kräftige Tinktion zu erzielen. Über die Färbungsergebnisse mit Methylenblau bei verschiedenen pH-Werten geben Tabelle 1 und die Abbildungen 1 bis 6 auf Tafel I Auskunft. Hieraus ist zu ersehen, daß in der Zellmitte der abgeflachten, basalen Zellen des Stratum corneum stark basophile Substanzen abgelagert sind, die sich mit Methylenblau bis hinab zu etwa pH 3 anfärben lassen. Diese stellen nur zu einem Teil Chromatinreste dar, zum anderen Teil sind hier aber auch Granula zu finden, die mit großer Wahrscheinlichkeit nicht von den pyknotisch degenerierenden Kernen herstam-

men. Strukturen mit vergleichbarer Basophilie finden sich nur noch in den oberflächlichen Lagen des Stratum corneum, wo sie jedoch nur bis etwa pH 3,8 eine ähnliche Tinktionstiefe annehmen. Die Granula des Stratum granulosum zeigen dagegen nur eine geringe Basophilie (deutliche Anfärbung erst oberhalb von pH 4,8) bei gleichzeitiger kräftiger Anfärbbarkeit mit Hämatoxylin! Die Desmosomen weisen ebenfalls eine kräftige Basophilie auf, durch die die BIZZOZEROschen Knötchen besonders in der unteren Schicht des Stratum corneum bis herab zu etwa pH 3 klar dargestellt werden können. Die Desmosomen des Stratum granulosum, der Glanzschicht und der oberflächlichen Zellen des Stratum corneum zeigen dagegen in der Regel nur eine recht geringe Basophilie.

C. Histochemische Befunde

1. Die Enzyme in den Pansenzotten der Giraffe

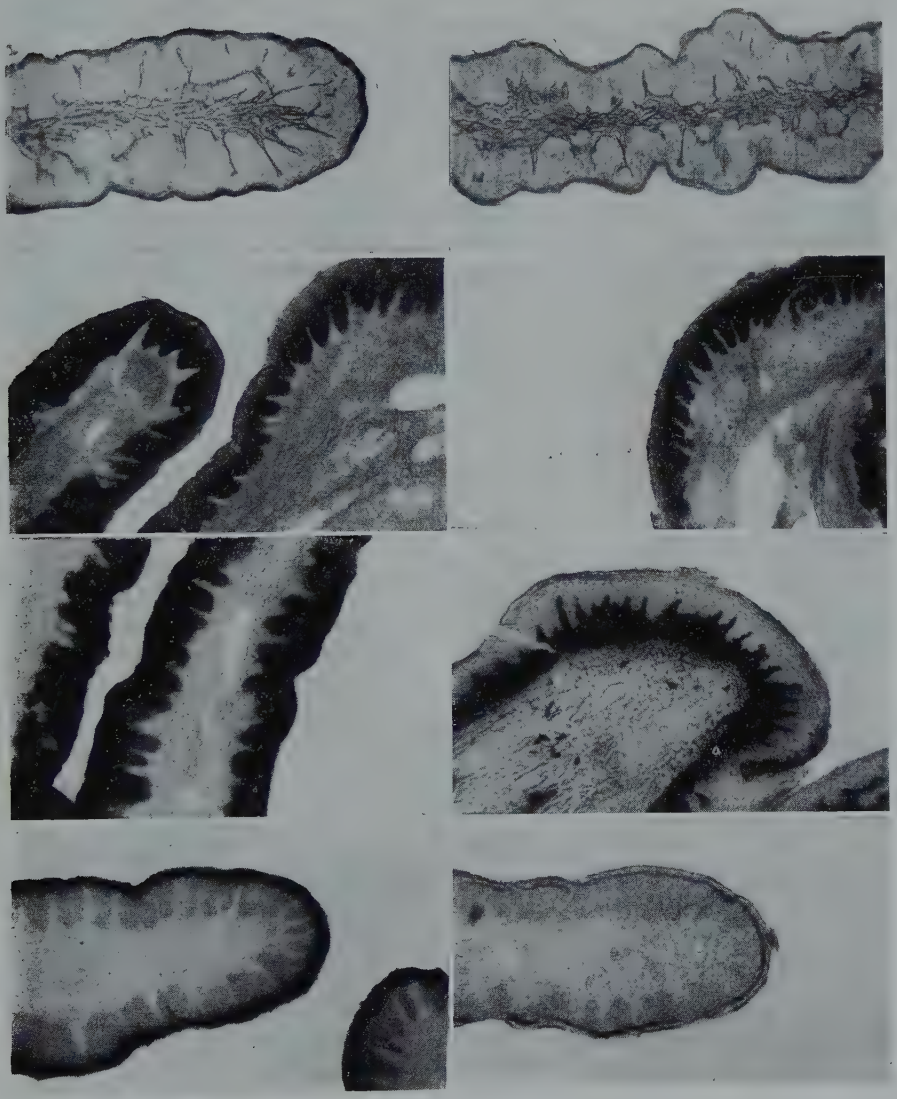
a) Cytochromoxydase und Succinodehydrase (Abb. Tafel II — 3 und 4). Diese im Citronensäurezyklus bzw. in der ihm angeschlossenen Atmungs-

Tabelle 1

Ergebnisse der pH-Färbung nach *Pischinger* mit $\frac{m}{200}$ Methylenblau in Veronalazetat-Pufferlösungen nach MICHAELIS[3]

	pH 1,8	3,3	3,8	4,3	4,8	5,1
Stratum granulosum						
Zellkern (Chromatin)	0	1	2	4	4	6
Cytoplasma	0	1	1	1	2	5
Desmosomen	0	0	2	2	3	6
Stratum corneum (untere Schicht)						
Kernreste und zentral gelegene Granula	0	2—3	5	6	6	6
Peripheres Plasma	0	1	1	3	3	6
Desmosomen	0	5	5	6	6	6
Stratum corneum (obere Schicht)						
Kernreste und zentral gelegene Granula	0	1	1—2	3—4	3	6
Peripheres Plasma	0	1	1	2	2	6
Desmosomen	0	1	1	2	2	6

[3] Die angegebenen Zahlenwerte sind mit einer auf fotografischem Wege hergestellten 7stufigen Grauskala durch Vergleich mit Mikrofotografien ermittelt. 0 = Neutralgrau des Untergrundes, 7 = vollkommene Schwärzung desselben.



Tafel II, Abb. 1—8.

Abb. 1. Pansenzotte, längs, elastische Bindegewebe. (Vergr. 40×)
Abb. 2. Pansenzotte, längs. PAS-positive Substanzen. (Vergr. 40×)
Abb. 3. Cytochromoxydase. (Vergr. 40×)
Abb. 4. Succinhydrase. (Vergr. 40×)
Abb. 5. *a*-Naphthylacetatesterase. (Vergr. 40×)
Abb. 6. Unspez. alkal. Phosphomonoesterase (Azomethode). (Vergr. 40×)
Abb. 7. Unspez. saure Phosphomonoesterase (Azomethode). (Vergr. 40×)
Abb. 8. Unspez. saure Phosphomonoesterease (Kontrolle: Schnittvorbehandlung mit Wasser von 80 °C). (Vergr. 40×)

kette wirkenden Enzyme sind in der Mucosa der Pansenzotten reichlich vorhanden. Schon nach einer Inkubation von nur wenigen Minuten ist eine Reaktion zu erkennen, wobei die stärksten Zellaktivitäten stets in den unteren Schichten des Stratum germinativum zu beobachten sind, von hier nach apikal successive abnehmend. Eine sprungartige Aktivitätsabnahme ist jedoch in der Zone des Stratum granulosum zu konstatieren, so daß im Stratum corneum schließlich keinerlei Reaktion zu erkennen ist. Diese Verteilung entspricht vollkommen der von MONTAGNA (1956) sowie MONTAGNA und ELLIS (1962) in der Säugetierepidermis gefundenen Verteilung. DOBSON, BROWN, DOBSON und PHILLIPSON (1956) machen besonders auf die enge Verbindung zwischen dem dichten submukösen Kapillarsystem und den im Stratum Malpighi zahlreich vorkommenden Mitochondrien aufmerksam und stellen eine gewisse Ähnlichkeit zwischen diesen Strukturen und der Organisation der Nierentubuli fest, worauf in der Diskussion auf Seite 343 noch näher eingegangen werden soll.

b) Unspezifische saure Phosphomonoesterase (Abb. Tafel II — 7 u. 8). Dieses Enzym zeigt eine vollkommen andere Verteilung in den Epidermisschichten als die obengenannten Atmungsenzyme. Während die Atmungsenzyme ein Aktivitätsgefälle von basal nach apikal aufweisen, ist bei der sauren Phosphatase die geringste Aktivität im Stratum germinativum zu beobachten. Das Stratum granulosum und besonders das Stratum corneum weisen demgegenüber eine außerordentlich viel höhere Aktivität auf. Eine vollkommen gleiche Aktivitätsverteilung beobachteten auch MONTAGNA und ELLIS (1962) in der menschlichen Epidermis. Diese Befunde sind deshalb besonders hervorzuheben, weil durch sie gezeigt wird, daß vereinzelt Gewebselemente, die gemeinhin als „abgestorben" bezeichnet werden, durchaus noch als physiologisch und enzymatisch aktiv angesehen werden müssen.

c) Unspezifische alkalische Phosphomonoesterase (Abb. Tafel II — 6). Sie ist zwar im eigentlichen Epithel nicht nachzuweisen, aber in einer dünnen, direkt unterhalb der Mucosa gelegenen Zone der Propria mucosae sind große Mengen dieses Enzymes vorhanden. Hier ist ihr Vorkommen auf ein enges, sehr dicht verflochtenes Kapillarnetz beschränkt, dem offensichtlich eine besondere funktionelle Bedeutung für den Stoffaustausch zwischen dem Pansenlumen und dem Blutkreislauf zukommt, worauf auch schon DOBSON, BROWN, DOBSON und PHILLIPSON (1956) aufmerksam gemacht haben.

d) α-Naphthylacetatesterase (Abb. Tafel II — 5). Auch dieses Enzym besitzt seine größte Aktivität in den Schichten in und oberhalb des Stratum granulosum. Aber auch bis zum Stratum basale hinab sind ungewöhnlich starke Esterase-Aktivitäten zu beobachten, so sind in allen Zellen der Mucosa schon nach wenigen Sekunden der Inkubation die ersten Anzeichen einer Reaktion zu finden. Auch ARVY (1962) hat α-Naphthylacetatesterase in der Pansenmucosa des Schafes gefunden. Nach ihm dient sie zur Hydrolyse des Mageninhaltes und derjenigen Komponenten, welche aus dem Magenlumen

durch die Pansenwand in das innere Milieu des Tieres transportiert werden sollen. Auch diesem Ferment kommt demzufolge eine wesentliche Bedeutung bei der Aufarbeitung der Nahrung zu.

e) Carboanhydrase (Abb. Tafel III — 1 u. 2). Vom Stratum basale bis zu den abschilfernden Zellen des Stratum corneum finden sich große Mengen von CAH ,die durch Diamox spezifisch blockiert werden können. Braun-Falco und Rathjens (1955) haben CAH in der Basalschicht der Epidermis in größerer Menge, in der „Spinosum"-Schicht dagegen nur wenig gefunden. Es ist hieraus zu ersehen, daß das Vorkommen dieses Enzymes in den verhornenden Epithelien nicht allgemeiner Art ist, sondern eine spezielle Eigenart der Pansenmucosa darstellt.

f) Leucinaminopeptidase (Abb. Tafel III — 3 u. 6). Mäßig große Mengen von Leucinaminopeptidase sind im Bereich des Stratum basale und in den unteren Zellen des Stratum spinosum zu beobachten gewesen. In der Epidermis des Menschen haben Montagna und Ellis (1962) ebenfalls dieses Enzym in mäßig großer Menge gefunden, wobei auch hier ein Konzentrationsgefälle von basal nach apikal in den unteren Zellen des Stratum malpighii zu konstatieren war. Diese weitgehende Übereinstimmung in Topographie und Reaktionsstärke bei der einfachen Epidermis und dem Pansenepithel zeigt wohl, daß die Leucinaminopeptidase nicht in engerem Zusammenhang mit den eigentlichen Verdauungsprozessen steht, sondern daß sie vermutlich eine Rolle in den hier stattfindenden Verhornungs- und Zellteilungsprozessen spielt.[4]

g) Peroxydase (Abb. Tafel III — 7). Ausschließlich auf Granulocyten (wohl der myeloiden Reihe) beschränkt und somit am häufigsten im großen Zentralgefäß der Pansenzotten zu beobachten, findet sich Peroxydase. Da ein engerer funktioneller Zusammenhang mit der Mucosa nicht zu erkennen ist, soll nicht weiter auf dieses Enzym eingegangen werden.

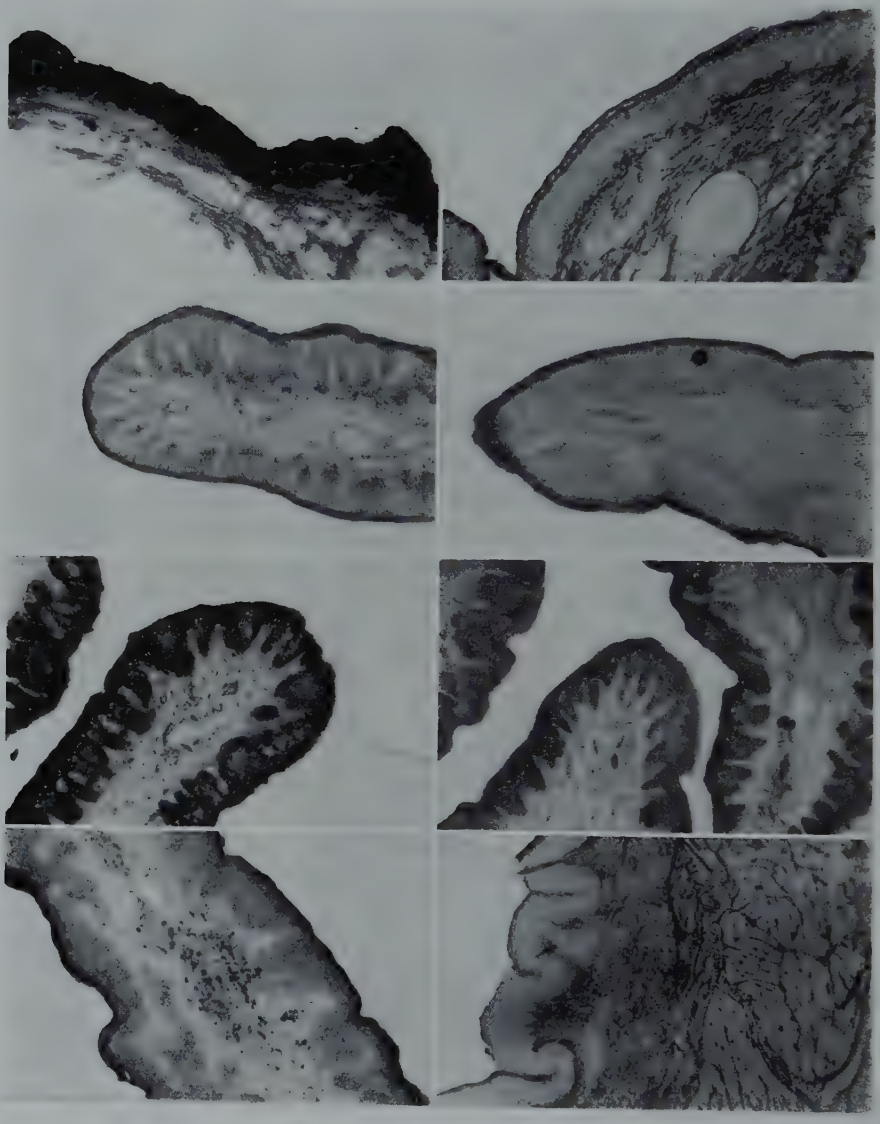
h) Cholinesterase (Abb. Tafel III — 8). Ebenso wie die Peroxydase ist auch dieses Enzym auf Gebiete beschränkt, welche nicht zum eigentlichen Epithel gehören. In der Muscularis ist dagegen ein reich verzweigtes cholinesterasehaltiges Nervensystem zu beobachten [s. auch Habel (1956), Hill (1957), Taxi (1954)].

i) Aminoxydase und α-Glukosidase konnten nicht festgestellt werden.

2. Lipide

In der gesamten Mucosa, insbesondere in den oberen Zellagen, finden sich reichlich Lipide, welche sich mit Sudanschwarz B kräftig anfärben und mit Alkohol-Chloroform leicht extrahierbar sind (Abb. Tafel III — 6). Ein Teil dieser Anfärbung geht dabei auf die mit Hilfe spezifischer Methoden ebenfalls aufgefundenen Acetalphosphatide zurück (Abb. Tafel III —7).

[4] Bei histochemischen Untersuchungen über den Verhornungsprozeß der Haare bei Mäusen wurde z. B. ebenfalls eine recht hohe Leucinaminopeptidase-Reaktion in einer scharf abgegrenzten Zone des Haarbalges beobachtet (Schulz, unveröff. Beobacht.).



Tafel III, Abb. 1—8

Abb. 1. Carboanhydrase. (Vergr. 40×)
Abb. 2. Carboanhydrase (K o n t r o l l e : Blockade mit Diamox). (Vergr. 40×)
Abb. 3. Leucinaminopeptidase. (Vergr. 40×)
Abb. 4. Leucinaminopeptidase (K o n t r o l l e : Vorbehandlung mit Wasser von 80 °C. (Vergr. 40×)
Abb. 5. Lipide (Sudanschwarz B). (Vergr. 40×)
Abb. 6. Plasmalreaktion. (Vergr. 40×)
Abb. 7. Alkalische Nadireaktion auf Peroxydase. (Vergr. 40×)
Abb. 8. Acetylthiocholinesterase in den Nerven der Muscularis. (Vergr. 40×)

3. Polysaccharide

k) PAS-positive Substanzen (Abb. Tafel II — 2). Diese finden sich im Bereich der Mucosa vorwiegend in den Zellen und Bizzozeroschen Knötchen des Stratum corneum, und auch in den Zellen des Stratum granulosum ist häufig eine deutlich PAS-positive Granulation zu beobachten. Die Frage, ob es sich hier um eine echte Polysaccharidreaktion handelt oder ob nicht vielmehr in den Desmosomen ebenfalls vorhandenen Lipide für den positiven Reaktionsausfall verantwortlich sind, ist im Rahmen dieser Arbeit nicht zu klären, und es sollen diese Substanzen aus der weiteren Diskussion ausgeschlossen werden. Es sei hier nur noch nachgetragen, daß die zentral in den Pansenzotten gelegenen Bindegewebsmassen selbstverständlich ebenfalls eine kräftige PAS-Reaktion geben (Abb. Tafel II — 2).

l) Astrablau. Dieser Farbstoff wird von den Schnitten fast überall diffus angenommen, vollkommen ungefärbt bleibt jedoch die untere, acidophile Schicht des Stratum corneum.

Diskussion

Durch die vorliegenden histochemische Untersuchungen ist gezeigt worden, daß in der Mucosa der Pansenzotten sowohl Enzyme des Citronensäurezyklus (Succinodehydrase) als auch Fermente der damit verbundenen Atmungskette (Cytochromoxydase) in recht großer Menge neben verschiedenen hydrolytischen Fermenten (Phosphomonoesterase, α-Naphthylacetatesterase) vorkommen. Außerdem finden sich hier außerordentlich große Mengen von Carboxylase (Carboanhydrase). Es ist nunmehr die Frage zu beantworten, ob eine engere Beziehung besteht zwischen diesen Enzymen und den mit Hilfe physiologischer Methoden konstatierten Funktionen des Pansens. Diese sind: 1. Abgabe von Ionen, 2. Aufnahme von Na^+ und Fettsäuren von der Pansenwand aus dem Magenlumen und 3. Umwandlung von Buttersäure und Propionsäure in Acetessigsäure und Succinat.

An der Ionenwanderung durch die Pansenwand beteiligen sich vor allem als Kationen K^+ und Na^+, als Anionen wandern vorzugsweise Cl^- und HCO_3^- [Sperber u. Hyden (1952), Partharasaty u. Phillipson (1953), Dobson u. Phillipson (1954)]. Von diesen Ionen müssen Na^+ und Cl^- zwar gegen ein bestehendes Konzentrationsgefälle wandern, aber eine Potentialdifferenz von 25 bis 35 mV des Blutes gegenüber dem Panseninhalt erlaubt es, den Cl^- mühelos diesen Konzentrationsunterschied zu überwinden (Dobson und Phillipson, 1956). Das Na^+ dagegen muß sowohl gegen das Konzentrations- als auch gegen das elektrische Gefälle von der Pansenwand aufgenommen werden (Dobson 1955). Von Phillipson u. Cuthbertson (1956) wird deshalb die Vermutung ausgesprochen, daß im Pansenepithel ein Mechanismus wirkt, der ähnlich funktioniert wie der, der in den Nierentubuli die Rückresorption von Na-Ionen aus dem Primärharn bewirkt.

In diesem Mechanismus nimmt bekanntlich die Carboanhydrase eine zentrale Stellung ein. Dieses Enzym ist auch, wie oben dargestellt wurde, in der Pansenmucosa tatsächlich in außerordentlich großer Menge vorhanden, so daß hiermit die enzymatische Grundlage gegeben ist für einen der Niere entsprechenden Mechanismus: Ionenaustausch zwischen Na^+ und H^+, wobei sich die in das Pansenlumen gegebenen H-Ionen mit dem dort vorhandenen HCO_3^-, welches z. T. dem verschluckten Speichel entstammt, verbinden können. Das für die Reaktion benötigte CO_2 ist reichlich im Pansen vorhanden und kann durch Diffusion von der Pansenwand leicht resorbiert werden, in der aus dem CO_2 und Wasser mit Hilfe der Carboanhydrase H_2CO_3 gebildet wird. Durch Dissoziation werden schließlich wieder H-Ionen für den H-Na-Ionenaustausch freigemacht. Das gleichzeitig in der Mucosa entstehende HCO_3-Ion ist dann ebenfalls freigestellt für einen Austausch gegen die im Magen befindlichen Fettsäuren. In den Dienst des Ionenaustausches ist in den Nieren der Citronensäurezyklus gestellt, und es ist interessant, daß ebenso auch in der Pansenmucosa Indikatoren für sehr lebhafte intrazelluläre Atmungsvorgänge vorhanden sind.

Möglicherweise besteht außerdem ein enger Zusammenhang zwischen dem hier festgestellten Citronensäurekreislauf und der in zahlreichen Veröffentlichungen von PENNINGTON (1952 ff.) und PENNINGTON und SUTHERLAND (1954) beschriebenen Umwandlung von Buttersäure in Acetessigsäure und von Propionsäure in Succinat. Die beobachteten großen Mengen von *a*-Naphthylacetatesterase, unspezifischer Phosphomonoesterase und Lipiden stehen dagegen sicher in engem Zusammenhang mit der Resorption von Fettsäuren, wie ja auch das Auftreten von alkalischen Phosphatasen in der Darmmucosa für die Resorption von Glucose oder Fettsäure verantwortlich sein sollen (J. ROCHE 1950). Es ist zu vermuten, daß die Fettsäuren nach Dephosphorylierung von Glycerophosphat als transitorisches Fett zunächst in der Mucosa abgelagert und erst nach Spaltung durch die beobachteten Esterasen für den Abtransport durch das Blut freigesetzt werden. Diese hypothetische allgemeine Aussage dürfte in bezug auf das im Epithel ebenfalls reichlich vorhandene Plasmalogen weitgehend gesichert sein, da bekanntlich für die Synthese dieses Glycerophosphatids Phosphomonoesterasen gebraucht werden (KARLSON 1962).

Wenn somit über den Fettsäuretransport innerhalb der Pansenmucosa nur einzelne Bausteine geliefert werden konnten, so war es doch mit Hilfe der dargelegten histochemischen Enzymuntersuchungen möglich, eine Reihe von Lücken in unserer Kenntnis vom Ionenaustausch durch die Pansenmucosa zu schließen.

Zusammenfassung

1. Zur Klärung der Frage, welche Mechanismen den Ionenaustausch durch die Pansenmucosa und der Resorption von Fettsäuren aus dem Pansenlumen bewirken, wurden histochemische Untersuchungen an der Mucosa von Pansenzotten der Giraffe durchgeführt.

2. Schwerpunkt der Untersuchungen war die genaue Lokalisation der in der Mucosa vorkommenden Enzyme.
3. Durch die histochemischen Fermentuntersuchungen konnten insgesamt sechs Enzyme innerhalb der Pansenschleimhaut festgestellt werden. Zwei weitere fanden sich zwar auch in den Pansenzotten, sie zeigten aber keine nähere Bindung zur eigentlichen Mucosa, so daß sie aus den Diskussionen ausgeschlossen werden konnten.
4. Succicinodehydrase, Cytochromoxydase, Carboanhydrase und Leucinaminopeptidase besitzen ihre höchste Aktivität in den basalen Partien des Stratum germinativum. Saure Phosphatase und α-Naphthylacetatesterase zeigen dagegen eine Aktivitätssteigerung gegen die Mucosaoberfläche hin. Ebenso wie die Hydrolasen waren auch die Lipide in den oberen Mucosaschichten reichlicher vorhanden als in den basalen Partien. (Prüfungen auf α-Glucosidase und Aminoxydase verliefen negativ.)
5. Aus diesen histochemischen Befunden läßt sich ableiten, daß der Stoffaustausch zwischen Pansenlumen und Blutgefäßsystem durch die Pansenmucosa hindurch im wesentlichen enzymatisch gesteuert wird. Carboanhydrase und die Atmungsenzyme sind dabei für den Ionenaustausch und die Resorption von Fettsäuren verantwortlich. Phosphatasen und Esterasen dürften dagegen bei dem Transport der Fettsäuren innerhalb der Mucosa tätig sein.

Schrifttum

Arvy, L.: Histochemie des Enzymes impliqués dans la digestion, dans la série animale. Handbuch der Histochemie **VII**/2, G. Fischer, Stuttgart 1962.

Blaschko, H., und K. Hellmann: Pigment formation from tryptamine and 5-hydroxytryptamine in tissues: A contribution to the histochemistry of amine oxydase. J. Physiol. **122** (1953) 419—427.

Burne, R. H.: Description of the Stomach, Intestine, Liver, and Pancreas of the Okapi, Okapia Johnstoni SCL. Proc. Zool. Soc. London, Serie B. **109** (1939).

Cordier, J. A.: Recherches sur l'anatomie comparée l'estomac des Ruminants. Ann. Sci. Nat. (Zool.) **59** (1893).

Dobson, A.: The forces moving Na ions through rumen epithelium. J. Physiol. **128** (1955).

— Active transport through the epithelium of the reticulo-rumen sac. J. Physiol. **146** (1959).

Dobson, M. J., W. Brown, A. Dobson and A. T. Phillipson: A histological study of the organization of the rumen epithelium of Sheep. Quart., J. exp. Biol. (1956).

Dobson, A., und A. T. Phillipson: The forces moving chloride through rumen epithelium. Journ. Physiol. **125** (1954).

Elsden, S. R., und A. T. Phillipson: Ruminant Digestion. Ann. Rev. Biochem. **17** (1948).

Goebel, A., und H. Puchtler: Untersuchungen zur Methodik der Darstellung der Succinodehydrase im histologischen Schnitt. Virchows Arch. **326** (1955) 312—331.

Gomori, G.: An improved histochemical technique for acid phosphatase. Stain. Techn. **25** (1950 a) 81—85.

— Methods of study for tissue lipase. In: E. T. Engle, Mestruation and its disorders, S. 52—60, Thomas Springfield, Ill (1950 b).

Gräff, S.: Die mikromorphologischen Methoden der Fermentforschung im tierischen und pflanzlichen Organismus. In: E. Abderhalden, Handb. biol. Arbeitsmeth. **IV** (1) (1936) 93—142.

Grogg, E., und A. G. E. Pearse: A critical study of the histochemical techniques for acid phosphatase with a description of an azo-dye method. J. Path. Bad. **64** (1952) 627—636.

Habel, R. E.: A study of the innervation of the ruminant stomach. Cornell Vet. **46** (1956).

Hauser, H.: Über interessante Erscheinungen am Epithel der Wiederkäuervormägen. Z. mikrosk.-anat. Forschung **17** (1929).

Häusler, G.: Zur Technik und Spezifität des histochemischen Carboanhydrasenachweises im Modellversuch und in Gewebsschnitten von Rattennieren. Histochemie **1** (1958) 29.

Hayes, F. R.: A rigorous re-definition of the plasmal reaction. Stain. Techn. **24** (1949) 19.

Heilands und Stumpf: Outline of Enzyme Chemistry. All of the University of California 1958.

Hill, K. J.: Nervous structures in the reticulo-rumenal epithelium of the goat. J. Physiol. **139** (1957).

— Nervous structures in the reticulo-rumenal epithelium of the lamb and kid. Quart. exp. Physiol. **44** (1958).

Hoflund, S., und M. Nordquist: Über die Pansenfunktionen beim Rentier. Festschr. VIII Internat. Tierzuchtkongreß Hamburg 1961.

Karlson, P.: Biochemie. G. Thieme, Stuttgart 1962.

Koelle, G. B.: Cholinesterases of the central nervous system. J. Neuropath. **14** (1955) 23—27.

Krölling, O., und H. Grau: Lehrbuch der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere. G. Parey, Berlin-Hamburg 1960.

Lillie, R. D., und H. J. Burtner: Stable sudanophilia of human neutrophil leucocytes in relation to peroxydase andoxydase. J. Histochem. Cytochem. 1 (1953) 8—26.

Mangold, E.: Die Verdauung bei den Nutztieren. Akademie-Verlag, Berlin 1950.

McManus, J. F. A.: Histochemical demonstration of mucus after periodic acid. Nature, Lond. **158** (1946) 202.

Montagna, W.: The structure and funktion of skin Akademic Press. Inc. New York 1956.

— und R. A. Ellis: Histochemistry of Enzymes in the Skin. Handbuch der Histochemie **VII**/2. G. Fischer, Stuttgart 1962.

Nachlas, M. M., D. T. Crawford und A. M. Seligman: The histochemical demonstration of leucine aminopeptidase. J. Histochem. Cytochem. **4** (1956) 423.

Orth, A., und W. Kaufmann: Die Verdauung im Pansen und ihre Bedeutung für die Fütterung der Wiederkäuer. P. Parey, Berlin-Hamburg 1961.

Partharasaty, D., und A. T. Phillipson: The movement of potassium, sodium, chloride and water across the rumen epithelium of Sheep. Journ. Physiol. **121** (1953).

Pearse, A. G. E.: Histochemistry, theoretical and applied. Lille, Brown and Comp., Boston 1960.

Pennington, R. J.: The Metabolism of Short Chain Fatty acids in the Sheep. 1. Biochem. Journ. **51** (1952).

— The metabolism of short-chain fatty acids in Sheep. 2. Biochem. Journ. **56** (1954).

— The Metabolism of Propionic-Acid by Sheep-rumen Epithelial Tissue. Biochem. Journ. **58** (1954).

— Ketone-body Production from Various Substrates by Sheep-rumen Epithelium. Biochem. Journ. **63** (1956).

— und T. M. Sutherland: The Metabolism of Short chain Fatty acids in the Sheep. Biochem. Journ. **63** (1956).

Phillipson, A. T., und D. P. Cuthbertson: Modern Concepts of Rumen Digestion and Metabolism. Festschr. VII Internat. Tierzuchtkongreß Madrid 1956.
Pischinger, G.: Die Lage des isoelektrischen Punktes histologischer Elemente als Ursache ihrer verschiedenen Färbbarkeit. Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. **3** (1926).
Roche, J.: In: „The Enzymes", herausgeg. v. Sumner u. Mybäck (1950).
Romeis, B.: Histologische Technik. Oldenbourg, Stuttgart 1948.
Rutenburg, A. M., R. Lang, J. A. Goldberg und S. H. Rutenburg: J. Histochem. Cytochem. **6** (1958) 396.
Shaw, J. C.: Nutritional Physiology of the Rumen. Festschr. VIII Internat. Tierzuchtkongreß, Hamburg 1962.
Sperber, J., und Hydén, S.: „Nature" **169** (1952).
Steedman, H. F.: Alcian blue 8 G S. A new stain for mucin. Quart. J. m. Sei. **91** (1950) 477—479.
Taxi, K.: Sur les typus neuronaux au niveau des plexus intestinaux de quelques Mammiferes. C. R. Ass. Anat. **41** (1954).

De l'Institut de Spéologie «Emil Racoviţă» Bucarest

Quelques observations sur *Equus scythicus*

Par

Costin Radulesco[1] et Petre Samson

Mit 2 Abbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 28. März 1962)

Introduction

Dans une note antérieure (Radulesco & Samson 1962), à propos des Chevaux quaternaires de Roumanie, nous avons décrit brièvement une nouvelle espèce pour laquelle nous avons proposé le nom d'*Equus scythicus*.[2] En disposant d'un matériel plus complet, nous désirons maintenant ajouter quelques données supplémentaires à ce sujet.

Avant de commencer, il est utile qu'une précision soit faite sur la valeur des caractères odontologiques différentiels des Equidés, matière pour tant de controverses chez les spécialistes. Entre deux tendances opposées, l'une qui accorde une importance décisive à la morphologie des dents et l'autre qui arrive jusqu'à nier toute signification au dessin de l'émail, on est contraint de recourir à une troisième, qui sache bénéficier à la fois des avantages offerts par les deux premières. Si chaque caractère isolé n'est que relatif, un ensemble de tels „relatifs" peut se transformer dans une presque-certitude.

Il est encore nécessaire de préciser la manière dont les mensurations des dents ont été prises. On doit avoir toujours à l'esprit que les dimensions, seulement de la table d'usure, sans autre indication, fournissent assez fréquemment d'erreurs et même rendent illusoire toute comparaison. C'est pour-

[1] Dr. Costin Radulesco, Institutul de Spéologie «Emil Racoviţă», Str. Dr. Capsa 8, Bucuresti 15, R. P. Romina.

[2] *Scythia minor* était le nom ancien de la région de Dobrogea.

quoi GROMOVA (1949) montre que les mensurations des surfaces de mastication, dans les deux quarts moyens de la dent, restent à peu près constantes et elles peuvent être comparées. Plus avantageuse semble être la méthode recommandée par LEHMANN (1949, 1957), de prendre les dimensions à 1,5—2 cm au-dessus de l'insertion des racines. Malheureusement, cette méthode ne s'applique qu'à des dents isolées et dont le degré de fossilisation permet l'enlèvement du cément. Bien qu'elles ne solutionnent pas les difficultés, nous avons choisi les indications de QUINN (1955) et DIETRICH (1959), car elles nous ont permis d'utiliser les données de la littérature, pour la plupart se référant aux dents d'usure moyenne, donc comparables avec nos pièces. Par suite, nous avons ajouté aux mensurations de la surface occlusale la hauteur de la dent (tableau 1).

Description du matériel

Type. — Deux prémolaires supérieures, P^3 dextr. ($A.S_1$ IV O. 15) (fig. 1 a) et P^4 (?) sin. ($A.S_1$ III P. 2) (fig. 1 b) d'individus adultes; deux

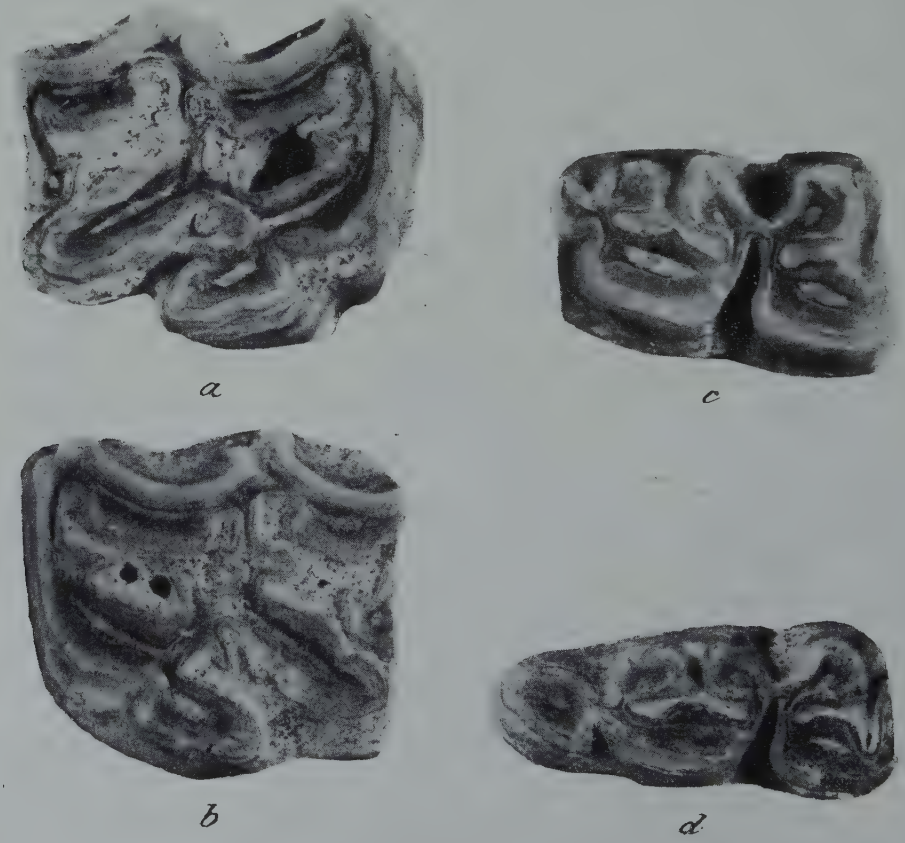


Fig. 1. *Equus scythicus*, Pléistocène supérieur de la grotte «La Adam». a. P^3 dextr.; b. P^4 (?) sin.; c. M_1 dextr.; d. M_3 dextr. ($^3/_2$)

molaires inférieures droites, M_1 (A.S_1 III H. 6) (fig. 1 c) et M_3 (A.S_1 III H. 1) (fig. 1 d) appartenant à un même exemplaire également adulte. Toutes ces dents furent recueillies dans la grotte «La Adam», région de Dobrogea. Les pièces se trouvent dans la collection de la Section de Paléontologie de l'Institut de Spéologie de Bucarest.

Âge géologique. — Würm moyen et Würm récent.

Aréal. — En Dobrogea et peut-être aussi dans le Sud de la partie européenne de l'Union Soviétique, en Moravie et à Grimaldi.

Diagnose. — Espèce de taille moyenne. Prémolaires supérieures à protocône court; para- et mésostyle dédoublés; sillons de la muraille externe concaves; «pli caballin» présent. Molaires inférieures à vallée externe pénétrant profondément à l'intérieur de la dent, jusqu'à repousser le sinus lingual; sinus lingual en forme de «U»; protoconide et hypoconide à parois externes rectilignes ou légèrement concaves. Plissement modéré de l'émail.

Matériel supplémentaire. — Fort apparentées morphologiquement aux pièces pléistocènes sont deux rangées dentaires supérieures incomplètes: P^2, P^3, M^2, M^3 dextr. (fig. 2 c) et P^2, P^3, M^1 sin. (fig. 2 a, b) attribuables à un même spécimen adulte; une molaire inférieure gauche, vraisemblablement M_1, de jeune individu (fig. 2 d). Ces dents furent trouvées à Cochirleni (région de Dobrogea) dans une habitation du Xe siècle de n. è.[3] Il est malheureusement impossible de préciser si les animaux, auxquels elles appartenaient, étaient sauvages ou domestiqués.

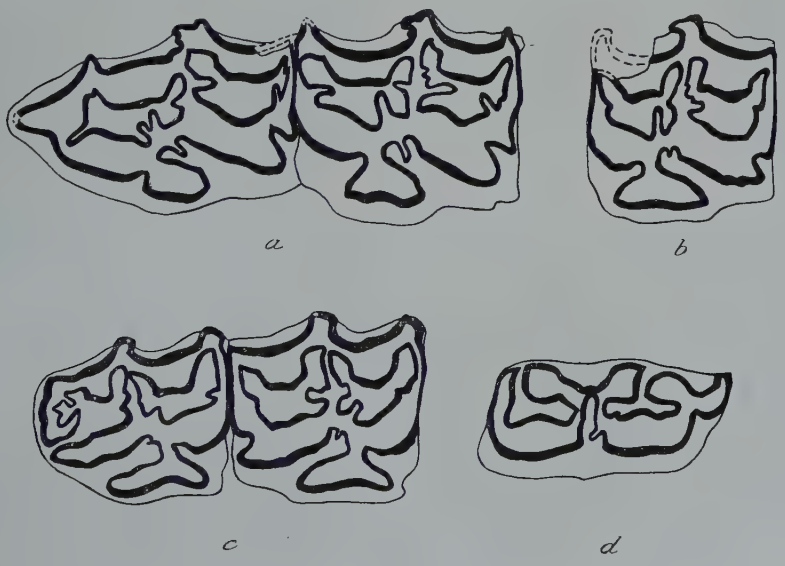


Fig. 2. *Equus* cf. *scythicus*, Xe siècle de n. è. de Cochirleni. a. P^2—P^3 sin.; b. M^1 sin.; c. M^2—M^3 dextr.; d. M_1 sin. (1/1)

[3] Information due à l'amabilité de M—lle Doina Galbenu, du Musée d'Archéologie de Constanţa, qui détermina les tessons recueillis de ce site.

Dents supérieures. — Les prémolaires würmiennes dont nous disposons se caractérisent par leur protocône remarquablement court, à développement antérieur minime (tableau 1). Comparées aux autres dents, classées comme «*germanicus*», de la grotte «La Adam», les prémolaires sus-mentionnées présentent l'axe long du protocône plus oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur de la dent, c'est-à-dire à peu près parallèle à celui de l'hypocône. De plus, le protocône a le sillon médian faible. Bien que l'émail soit modérément plissé, l'on observe des indentations plus nombreuses à la paroi postérieure de la pré-fossette. L'hypocône est légèrement individualisé par une flexion de l'émail. Le sinus postérieur (sillon hypocônal) — qui reste ouvert jusqu'à la base de la couronne — communique avec la post-fossette. Il est impossible, à cause du matériel restreint, d'estimer exactement ce dernier caractère.

Dents inférieures. — Les molaires montrent elles aussi quelques particularités, qui les séparent nettement des autres dents d'Equidés des grottes de Dobrogea, à l'exception de *Hydruntinus.* Le caractère le plus frappant des deux molaires qui nous intéressent se rapporte à la vallée externe, qui pénètre vers l'intérieur de la dent jusqu'à ce que son émail s'applique à celui du sinus interne. Les parois des lobes externes sont rectilignes et le sinus lingual a la forme d'un «U». Le métastylide est étiré en arrière. L'émail est presque sans plissement et le ptychostylide à son tour est à peine esquissé. Cette corrélation des dents supérieures et inférieures serait-elle risquée? On peut affirmer que le pendant, à peu près légitime, du protocône petit, est l'allongement puissant de la vallée médiane qui vient en contact avec le sinus interne.

Nos collections possèdent encore, nous l'avons déjà dit, quelques dents de Cochirleni. Fait surprenant, ces jugales ressemblent beaucoup à celles de «La Adam», décrites plus haut, et nous ont donné l'occasion d'en faire une parallèle.

Les prémolaires supérieures, qui nous intéressent particulièrement, ont aussi le protocône court, mais à prolongement antérieur et sillon médian longitudinal plus prononcés. Les styles, par contre, sont moins développés. Le «pli caballin» est présent. Aux molaires, le protocône est proportionellement plus long et les styles sont arrondis, non dédoublés. Le «pli caballin» est à peine indiqué. La dernière molaire se caractérise par la présence d'un hystérostyle.

La molaire inférieure se distingue par le développement extrême de la vallée médiane, dont l'émail non seulement touche à celui du sinus lingual, mais encore le repousse, tout comme chez le spécimen fossile de «La Adam».

La découverte de Cochirleni — où les jugales supérieures à protocône court sont associées à une molaire inférieure à très longue vallée externe — a renforcé notre opinion sur le rapprochement entre les dents supérieures et inférieures de «La Adam».

Tableau 1

Mensurations dentaires en mm

Dimensions	*Equus scythicus*			*E. caballus* var.	*Equus* sp.	*E*
	Grotte „La Adam" Würm moyen Würm récent	Cochirleni Xe siècle de n. è.		Borchévo II Magdalénien tardif-Azilien Gromova, 1949	Hadí jeskině Magdalénien (loess) Musil, 1961	G M (I Bo
P^2 longueur	—	36,5	37,5	40,0	—	
largeur	—	24,1	24,3	26,0	—	
hauteur	—	49,7	51,5	—	—	
P^3 longueur	31,5	29,3	29,4	29,5—32,0	30,0	
largeur	27,1	~26,0	25,4	28,5—30,0	29,3	
long. du. pr.	10,8	10,5	10,3	10,0—15,0	9,6	
hauteur	55,2	62,8	62,0	—	—	
index du pr.	34,2	35,8	35,0	33,3—50,9	32,0	
P^4 longueur	(P^4 ?) 31,2	—		28,5—31,5	30,0	
largeur	27,1	—		28,0—30,5	28,6	
long. du pr.	10,3	—		12,2—14,5	10,6	
hauteur	42,7	—		—	—	
index du pr.	33,0	—		42,0—50,5	35,3	
M^1 longueur	—	—	25,2	26,0—27,5	—	
largeur	—	—	25,3	26,0—29,0	—	
long. du pr.	—	—	11,1	14,8—15,0	—	
hauteur	—	—	54,3	—	—	
index. du pr.	—	—	44,0	54,5—57,7		
M^2 longueur	—	25,0	—	25,2—25,6	—	
largeur	—	23,8	—	26,5—28,5	—	
long. du pr.	—	11,7	—	12,5—15,5	—	
hauteur	—	60,5	—	—	—	
index. du pr.	—	46,8	—	49,0—58,0	—	
M^3 longueur	—	25,0	—	27,0—30,0	—	
largeur	—	20,8	—	23,5—26,0	—	
long. du pr.	—	13,0	—	15,0—15,0	—	
hauteur	—	63,5	—	—	—	
index. du pr.	—	52,0	—	55,5—50,0	—	
M_1 longueur	28,5	—	32,0	25,5—30,5	—	
largeur	14,4	—	13,5	17,0—21,0	—	
hauteur	~67,0	—	71,8	—	—	
M_3 longueur	34,2	—		32,0—34,5	—	
largeur	14,3	—		14,5—17,5	—	
hauteur	~70,0	—		—	—	

P^3 ou P^4

[1] Dimensions d'après photographie (Fig. 1, p. 144).

Rapports et différences

1° En séparant *Equus scythicus* nous avons eu à rejeter une importante objection. Il était absolument nécessaire d'établir si les dents qui nous intéressaient n'étaient pas un cas limite de variation. Pourtant, l'examen de tout le matériel, assez riche de nos collections, nous empêcha de tirer une telle conclusion, cette espèce s'écartant de tous les autres Equidés sauvages würmiens et postglaciaires.

En ce qui concerne les dents supérieures, par la petitesse du protocône, *E. scythicus* semble avoir des affinités morphologiques plus étroites avec *Hippotigris* et *Hydruntinus* et aussi, bien que d'une façon moins évidente, avec *E. przewalskii* et *Hemionus*. Au contraire, il diffère beaucoup en cela comparativement à *Equus germanicus*, dont le protocône est très allongé.

Pour ce qui est de la communication du sinus hypocônal avec la postfossette, il est difficile pour le moment — le matériel étant restreint et ce caractère ne s'observant qu'aux pièces würmiennes — de lui attribuer une importance spécifique.

Un trait des plus remarquables encore d'*E. scythicus* est le développement inattendu de la vallée externe aux molaires inférieures, propre à *Hippotigris* et *Hydruntinus*. Par cela notre espèce s'éloigne des Equidés du Pléistocène supérieur comme *Equus germanicus* ou *Equus przewalskii*. Quant à la forme revêtue par le métacônide et le métastylide — et implicitement par le contour du sinus lingual — *E. scythicus* se comporte de la même manière que les deux espèces déjà indiquées.

En ce qui concerne *Equus caballus latipes* et autres de la Plaine russe, il suffit de nous adresser à l'ouvrage de Gromova (1949) où les dents inférieures sont décrites comme suit: «. . . la vallée externe, même aux molaires, pénètre seulement dans l'isthme du double noeud, mais n'atteint jamais le fond du sinus qui sépare les lobes du double noeud, ce qui se passe chez *E. stenonis*, *E. hydruntinus* et chez quelques autres formes primitives» (I, p. 158). Nous trouvons une affirmation semblable aussi dans la diagnose donnée par Quinn (1955) au genre *Equus*, tant du Nouveau que de l'Ancien Monde.

Comparativement à l'Hémione, la différence est encore plus grande, car celui-ci, à part la vallée externe plus réduite, a les deux boucles internes semblables de forme et également développées.

Très rarement, chez les formes plus anciennes comme *E. mosbachensis*, on observe une pénétration plus poussée de la vallée externe vers l'intérieur des molaires, mais celle-ci semble ne pas adhérer au sinus lingual (v. Reichenau 1915). Malgré cela, d'une manière générale, le protocône des jugales supérieures demeure assez long. Il en est de même chez *E. taubachensis*, à l'exception de la M_3 (v. Reichenau, pl. IV, fig. 1) — dans la mesure où l'on peut en juger par la reproduction — dont le sinus interne, très profond et en «V», rencontre la vallée externe.

Il serait, par conséquent, peu fondé de trouver une filiation entre *E. scythicus* et ces formes, parce qu'elle impliquerait d'admettre un renverse-

ment de tendance évolutive à partir de ces dernières dans l'allongement du protocône et dans le raccourcissement de la vallée externe.

2° Les uns des caractères de la denture supérieure d' *E. scythicus* nous porteraient à croire qu'il aurait constitué peut-être la souche du Tarpan.[4] Cependant, un examen de la riche littérature, parue depuis un demi-siècle et traitant de ce sujet, nous impose beaucoup de réserves. A la suite de quelques travaux récents, un peut relever l'opinion de NOBIS (1955) et notamment de HERRE (1961) qui contestent toute valeur scientifique aux documents ayant servi à la création d'*E. gmelini*.

De nos jours il existe seulement un squelette à peu près complet de Tarpan et les études ostéologiques auxquelles s'est conscrée GROMOVA (1949, 1959) nous renseignent d'une manière précise et minutieuse sur les caractères de cet Equidé. Toutefois, en accord avec HERRE, il convient de ne pas oublier les controverses, trop bien connues, sur la nature sauvage de cet animal, pour en insister davantage.

Importantes, sans doute, sont les expériences de régénération du Konik polonais (*E. gmelini* var. *sylvatica*), exécutées avec persévérance par VETULANI. Pourtant il y aurait assez d'objections à faire contre la pureté de son «type sylvestre». Autant la forme de la crinière, que la coloration hivernale par exemple, peuvent s'expliquer plutôt par une adaptation des Chevaux à de nouvelles conditions de vie, que par une régénération des caractères ancestraux, qui se rapportent d'ailleurs seulement à l'aspect extérieur de l'animal.

D'autre part, il n'est pas sans utilité de rappeler la réponse d'ANTONIUS (1913) à la critique adressée à *E. gmelini* par EWART. En raison des témoignages historiques et des descriptions de TSCHERKI (1893), ANTONIUS voyait en *E. gmelini* un «Urtypus» des races primitives de Cheval du Sud-Est européen. Cette opinion, reprise à différentes occasions avec divers arguments — par exemple LUNDHOLM (1949) qui se base, dans son important travail, entre autres, sur des caractères odontologiques —, reste par manque de documents décisifs forcément incertaine.

En tirant tout le parti possible de sources historiques, on peut reconstruire l'aspect extérieur de cet Equidé en tant que spécimen «pur-sang», mais les comparaisons plus approfondies concernant la dentition et le squelette continueront à flotter entre la demi-certitude et le vague.

Il convient de signaler, d'après GROMOVA (1949), qu'il n'y a aucune indication démontrant la présence d' *E. gmelini* en Europe à l'époque du Pléistocène supérieur. La série dentaire et le métapode de Pogorelovka (*E. caballus*. aff. *gmelini*, GROMOVA l. c.) semble ne pas donner un renseignement

[4] Ce nom est utilisé ici pour désigner le Cheval du Sud de l'Union Soviétique (*E. gmelini* Ant.). Cette précision est nécessaire parce que HEPTNER en 1955 et même plus récemment (1961) applique cette dénomination à *E. przewalskii*, considérant l'espèce d'ANTONIUS comme une sous-espèce (*E. przewalskii gmelini* Ant.). GROMOVA (1959), SOKOLOV (1959) ne partagent pas ce point de vue.

tranchant dans le problème de l'apparition du Tarpan sur notre continent au commencement du Néolithique. C'est pourquoi GROMOVA conclut à une immigration tardive de cet Equidé en Europe. Mais son origine asiatique, elle-même, demeure encore obscure.

Les trouvailles faites en Dobrogea confirment-elles l'existence d'*E. gmelini* depuis une période reculée? Nous ne saurions le prouver en aucune manière, car plusieurs différences, entre notre espèce et le Tarpan, s'imposent d'elles-mêmes. Indépendamment du Tarpan, les caractères dentaires d'*E. scythicus* — les seuls à nous guider dans notre cas — sont suffisamment distinctifs pour justifier une coupure spécifique.[5]

Au contraire, un rapprochement est possible du matériel fourni par quelques stations pléistocènes supérieures d'Europe (tableau 1). À Borchevo II, dans l'horizon supérieur datant de la fin du Würm (Magdalénien tradif ou Azilien), l'on trouva des débris d'Equidés, considérés par GROMOVA (1949) comme appartenant à *E. caballus* var. Parmi les jugales supérieures quelques-unes présentaient le protocône remarquablement court.

De la grotte de Hadí, en Moravie, MUSIL (1961) décrit, entre autres, deux prémolaires, les plus importantes pour notre comparaison, qui se distinguent également par la brièveté de leur protocône. MUSIL (l. c.) affirme la présence de la même forme de Cheval à Švédův Stůl.

Enfin, nous rappelons la découverte, dans le Foyer D (Moustérien) de la Grotte du Prince à Grimaldi, d'un fragment de mâchoire supérieure que BOULE (1910, fig. 1, pg. 114) considérait comme une forme tardive de passage (*E.* cf. *stenonis*) entre *E. stenonis* et *E. caballus*, en raison du faible développement du protocône et d'autres caractères sur lesquels nous n'insisterons plus. D'après l'interprétation récente de la stratigraphie de cette grotte (WOLDSTEDT 1958, ZEUNER 1958) il nous semble difficile d'admettre l'existence d'une telle forme à cette époque. Il est plutôt possible d'être en présence, aussi à Grimaldi, de la même espèce qu'en Dobrogea.

Malheureusement, les stations énumérées n'ont pas fourni de molaires inférieures à vallée externe atteignant le sinus lingual. L'existence d'*E. scythicus* y est par conséquent probable, mais sans être certaine.

Remarques

Comme nous venons de le montrer, *E. scythicus* se détache sensiblement de tous les autres Chevaux quaternaires, lui étant propre un mélange de caractères primitifs et évolués.

Bien que la brièveté du protocône soit un caractère primitif, elle est accompagnées de l'élargissement et le dédoublement visible du para- et du mésostyle, ce qui indique des traits évolués. La persistance d'un caractère ancestral — de la phase sténonoïde dans l'évolution des Equidés — ne saurait nous surprendre, témoin autant *Hydruntinus*, que les Zèbres de nos jours. Ce

[5] Nous avons pu comparer les dents d'*E. scythicus* à celles du Tarpan grâce a l'extrême amabilité de notre collègue de Moscou L. I. ALEXEEVA, qui a bien volu nous envoyer des photographies d'après le crâne No. 521 de Leningrad.

qui mérite d'être noté, c'est la conservation de ce même caractère chez une espèce appartenant par certains traits importants au genre *Equus*.

En nous rapportant de nouveau à la puissante extension de la vallée externe chez notre espèce, nous devons montrer que nous n'avons rencontré cette conformation qu'à *Hippotigris* et *Hydruntinus*. Malgré cela, par certains aspects majeurs — et on peut rappeler la forme du sinus lingual, l'allongement typique du métastylide, etc. — les dents qui nous préoccupent appartiennent indubitablement à un *Equus*.

Il reste à mentionner l'étroite ressemblance qui existe entre la M^3 de Cochirleni et une M^3 (*Equus sp.*) provenant des dépôts fluvio-lacustres d'Olténie, d'une nappe de gravier (Günz ?). Cette ressemblance est due non seulement aux proportions, mais encore à la présence de l'hystérostyle. N'était leur position stratigraphique et le degré de fossilisation, ces dents seraient difficiles à distinguer l'une de l'autre. Pourtant il convient de montrer une différence: la dent de Cochirleni est beaucoup plus hypsodonte que celle d'Olténie, fait d'ailleurs à attendre.

Il est connu que de même à Mosbach, il existe un Cheval de petite taille (Weinberg 1935, Ebhardt 1959) peut-être apparenté à l'Equidé d'Olténie, mais il est regrettable que la position stratigraphique des pièces de Mosbach est souvent incertaine, comme l'a montré tout récemment aussi Sickenberg (1962).

Dans la phase actuelle de nos connaissances serait prématuré de tenter une reconstruction du phylétisme d'*E. scythicus*, parce que les données que nous possédons sont trop disparates et se rapportent à des périodes très différentes. Il est bien difficile de relier le Cheval du Quaternaire inférieur d'Olténie à celui du Würm ou du Xe siècle de Dobrogea. Leur parenté n'est peut-être que strictement morphologique. Par contre, un enchaînement semble possible — le temps étant incomparablement plus court — entre le Cheval de «La Adam» et celui de Cochirleni.

Résumé

Les auteurs donnent une description plus détaillée d'*Equus scythicus* Radulesco & Samson 1962 du Würm moyen et récent de la grotte «La Adam» en Dobrogea. L'espèce se caractérise par un protocône court aux jugales supérieures et le développement puissant de la vallée externe, qui adhère au sinus lingual, aux molaires inférieures. Quelques pièces dentaires découvertes à Cochirleni (région de Dobrogea) dans une habitation du Xe siècle de n.è., peuvent appartenir à la même espèce. Des restes d'Equidés du Pléistocène supérieur trouvés dans l'U.R.S.S., en Moravie et à Grimaldi semblent se rattacher à *E. scythicus*.

Zusammenfassung

Die Autoren geben eine ausführliche Beschreibung über *Equus scythicus* Radulesco & Samson 1962, aus dem Mittel- und Jungwürm aus der Höhle „La Adam" in der Dobrogea. Die Art kennzeichnet sich durch einen kurzen Innenpfeiler an den Oberkieferbackenzähnen und durch die starke Entwick-

lung des Außentales, welches sich an die innere Bucht bei den Unterkiefermolaren anschließt. Einige in Cochirleni (Dobrogea) in einer Siedlung aus dem X. Jahrhundert u. Z. gefundene Backenzähne gehören wahrscheinlich derselben Art an. Reste von Equiden aus dem Ober-Pleistozän, welche in der Sowjetunion, in Mähren und in Grimaldi gefunden wurden, scheinen sich an das *Equus scythicus* anzuschließen.

Références bibliographiques

Antonius, O.: Was ist der „Tarpan"? Naturwiss. Wschr. N. F. **11** (1912) 33.

— Über das Aussehen des Tarpans. Verh. d. k. k. zool. bot. Gesell. in Wien **63** (1913) 5—6.

Boule, M.: Les Chevaux fossiles des grottes de Grimaldi et observations générales sur les Chevaux quaternaires. Ann. Paléont. **5** (1910).

Dietrich, W. O.: *Hemionus* Pallas im Pleistozän von Berlin. Vert. Palasiatica **3** (1959) 1.

Ebhardt, H.: In: J. Boessneck, H. Ebhardt, Th. Haltenorth, A. Kleinschmidt: Über die Abstammung des Hauspferdes. Säugetierkundl. Mitt. **7** (1959) 2.

Gromova, V. I.: Istorija lošadei (roda *Equus*) v starom svete. Trudy Paleont. Inst. **17** (1949) 1—2.

— O skelete Tarpana (*Equus caballus gmelini* Ant.) i drugih sovremennyh dikih lošadei. Biull. mosc. o-va isp. prirody otd. biologhiji **64** (1959) 4.

Heptner, V. G.: Zametki o Tarpanah. Zool. Jurn. **34** (1955) 6.

— A. A. Nasimovič, A. G. Bannikov: Mlekopitaiusčije Sovijetskogo Soiuza **1**. Moskva 1961.

Herre, W.: Grundsätzliches zur Systematik des Pferdes. Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol. **75** (1961) 1.

Lehmann, U.: Die Fauna des „Vogelherds" bei Stetten ob Lontal (Würtenberg). N. Jb. Geol. **99** (1954).

— Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). Mitt. Geol. Staatsinst. in Hamburg **26** (1957).

Lundholm, B.: Abstammung und Domestikation des Hauspferdes. Zool. Bidr. från Uppsala **27** (1949) 56.

Musil, R.: Magdalénská faune Hadí Jeskyně. Acta Mus. Morav. **46** (1961).

Nobis, G.: Beiträge zur Abstammung und Domestikation des Hauspferdes. Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol. **64** (1955).

Quinn, J. H.: Miocene *Equidae* of the Texas Gulf Coastal Plain. Bur. Econ. Geol., Univ. Texas **5516** (1955).

Radulesco, C., & P. Samson: Remarques sur quelques Equidés quaternaires de Roumanie. Zool. Anz. **168** (1962).

Reichenau, W. v.: Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschem Pleistozän, etc. Abh. hess. Geol. L. A. **7** (1915).

Sickenberg, O.: Über die Größe der pleistozänen Pferde der *Caballus*-Gruppe in Europa und Nordasien. E. u. G. **12** (1962).

Simpson, G. G.: Principles of Animal Taxonomy. New York 1961.

Sokolov, I. I.: Mlekopitaiusčije: Kopytnyje zveri (otriady *Perissodactyla* i *Artiodactyla*), in: Fauna SSSR **1**, 3. Moskva-Leningrad 1959.

Tscherski, J. D.: Wissenschaftliche Resultate, etc. Mém. Acad. Sci. St. Pétersbourg **40** (1893) 7.

Vetulani, T.: Problema tarpana, etc. Zool. Jurn. **31** (1952) 5.

Weinberg, A.: Der Werdegang des deutschen Pferdes. Nat. u. Volk **65** (1935).

Woldstedt, P.: Das Eiszeitalter **2**. Stuttgart 1958.

Zeuner, F. E.: Dating the Past. London 1958.

Aus der Lehranstalt für Allgemeine und Soziale Hygiene im Hygienischen Institut der Freien und Hansestadt Hamburg
(Direktor: Prof. Dr. Dr. Harmsen)

Beobachtungen an Eischalen und Eiern

X. Mitteilung

(*Tyto alba guttata*, Brehm) vor und nach dem Schlupf und über Schleiereulenkücken.

Von

L. Schwarz[1], F. Fehse, G. Müller und E. Krasemann

Mit 5 Abbildungen und 5 Tabellen

(Eingegangen am 26. März 1962)

Durch die freundliche Vermittlung des bekannten Hamburger Storchenvaters, Herrn Schwen, erhielt Schwarz von Herrn Peter Hillebrecht, Hamburg (Associated Press, Photo Department), 6 Schleiereuleneier, die H. aus einem Nest auf dem Boden eines alten abbruchreifen Hauses, das am nächsten Tage abgebrochen werden sollte, entnommen hatte.

Die Eier waren bei der Entnahme ganz kalt. Da die Eier von dem Muttervogel nicht mehr bebrütet werden konnten, sollte versucht werden, etwaiges in den Eiern befindliches Leben noch zu retten. Zwischen Entnahme der Eier und Einlage in den Brutofen waren 10 Stunden vergangen. Die Brutunterbrechung betrug demnach mehr als 10 Stunden. Der Transport von der Entnahmestelle zum Brutofen erfolgte möglichst erschütterungsfrei auf dem Sitzpolster des Autos.

Unsere Untersuchungen betrafen: Gewicht und Maße der Eier vor Einlage in den Brutapparat, Farbbestimmung im Tageslicht nach Ostwald, farbliches Verhalten bei Bestrahlung mit U.V.-Licht, Gewichtsverluste während der Bebrütung, Beobachtung der Zeit des Anpickens und des Schlüpfens, mikroskopische und chemische Befunde an den Eischalen nach dem Schlupf sowie Messungen der Schalendurchmesser, Schlupfgewichte, Gewichtszunahmen und Beobachtung der heranwachsenden Schleiereulenkücken, ihre Ernährung und die Gewöhnung an die Freiheit. Bei den einzelnen Abschnitten berichten wir, falls erforderlich, über das bereits vorliegende Schrifttum.

Die Farbbestimmung nach der kleinen Farbmeßtafel nach Ostwald ergab bei allen 6 Eiern 1 c a, das bedeutet I gelb 33%, weiß 56%, schwarz 11%.

Gewichte und Maße der Eier, geordnet nach dem später durch das Schlüpfdatum ermittelten Legealter, sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Bei der Durchleuchtung mit der lichtstarken Quecksilberdampf-Quarz-Schierlampe nach Blohm erwiesen sich die Eier stark angebrütet, aber noch lebend.

[1] Prof. Dr. Dr. h. c. L. Schwarz, Hamburg-Rissen, Gudrunstr. 71.

Tabelle 1

Ei Nr.	Gewicht (g)	Längs- durchmesser (mm)	Quer- (mm)
2	18,35	39,0	31,7
1	20,0	—	—
4	20,1	40,1	31,0
3	19,95	31,4	31,3
5	19,4	39,7	31,0
6	20,8	39,9	31,4

Nach BREHMs Tierleben von 1922 sind die rauhschaligen, glanzlosen Eier 40 mm lang, 30 mm dick. Nach NIETHAMMER sind die Eier kalkweiß, ohne jeden Glanz, feinkörnig, oft mit kleinen Kalkprotuberanzen versehen, ziemlich gestreckt, fast gleichhälftig. Maße im Durchschnitt 39,8×30,6 mm. Maximum 45×33,4 mm, 39×33,5 mm, Minimum 36,2×31,2 mm, 42,5×30,1 mm. Frischvollgewicht: Durchschnitt 20,26 g. Nach O. und M. HEINROTH ist das Eigewicht durchschnittlich 18,5 g.

Da unsere Eier schon etwa 3 Wochen bebrütet waren, sind ihre Gewichte beim Legen größer gewesen, als wir jetzt ermittelt haben. Daher entspricht ihr Durchschnittsgewicht von 19,72 g nicht ganz dem von NIETHAMMER angegebenen Durchschnittsfrischvollgewicht und steht zwischen den beiden von O. und M. HEINROTH angegebenen Schleiereuleneigewichten von 19,5 und 20,25 g. Die Maße unserer 6 Eier entsprechen etwa den Durchschnittsmaßen.

Bei Bestrahlung mit der Quecksilberdampfquarzlampe nach BLOHM unter Vorschaltung des U. V.-Filters U G 2, in 8 cm Entfernung vom Filter, zeigten alle Eier eine hellbraune Färbung mit etwas dunkleren, größeren oder kleineren Flecken, die zum Teil einen Stich ins Violette aufwiesen. Es kann als wahrscheinlich angenommen werden, daß frischgelegte, unbebrütete Schleiereuleneier eine etwas andere Farbnuanzierung im U. V. ergeben.

Die äußere Oberfläche unserer 6 Eier fühlte sich glatt an; kleine Kalkprotuberanzen, wie sie NIETHAMMER als oft vorkommend beschreibt, waren bei unseren Eiern nicht vorhanden. Bei 30facher Vergrößerung (Abb. 1) zeigt

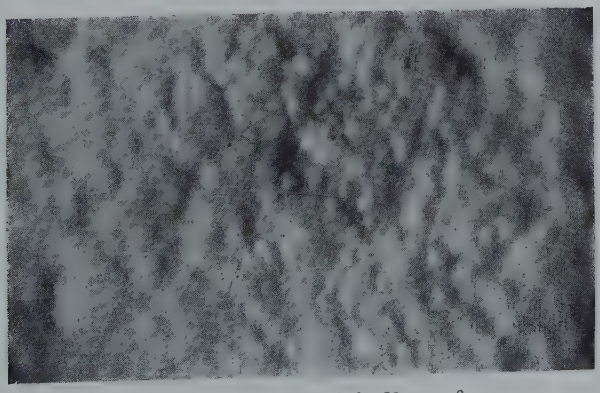


Abb. 1. Schleiereule, Eischale 30×, außen

sich die äußere Oberfläche ganz uneben. Rundliche hügelartige Erhabenheiten verschiedener Höhe, kleineren oder größeren Durchmessers sind getrennt durch schmalere oder breitere Vertiefungen. Von diesen erscheinen einige mit größeren Durchmessern erheblich tief. Einige sehr feine punktartige, dunkle Stellen, die unregelmäßig über die Oberfläche verteilt sind, könnten äußere Öffnungen von Porenkanälchen sein.

Szielasko (1913) rubriziert die Oberfläche der Schleiereuleneier als Typus 24 unter III B ein: „Die Erhabenheiten des Schalenkorns stehen zu einzelnen Gebilden abgegrenzt und treten aus den Vertiefungen wie Inseln hervor". Untergruppe I: „Die Erhabenheiten sind deutlich von ungleicher Größe", weitere Untergruppe a: „Die Erhabenheiten stehen ziemlich dicht zusammen".

Seine Abbildung, Zeichnung bei 7facher Vergrößerung, und seine Beschreibung gleicht kaum der unsrigen.

Da wir nur die Schalen ausgebrüteter Schleiereuleneier zur Verfügung hatten, haben wir zur Darstellung der inneren Oberfläche ohne Resorptionskrater die Luftblasenzone benutzt, denn in der Luftblasenzone kann während der Bebrütungszeit nichts aus der Schale resorbiert werden, da die Allantois mit ihren Gefäßen in der Luftblasenzone nicht der inneren Eioberfläche anliegen kann. Die Luftblasenzoneninnenfläche der Eischale entspricht daher in ihrer Gestaltung der Innenoberfläche der Äquatorialzone eines unbebrüteten Eies.

Abb. 2. Innere Oberfläche. Luftblasenzone (45×). Die Basalkalotten zeigen rundliche Flachbuckel etwas gleichmäßigerer Beschaffenheit als die Erhabenheiten der äußeren Oberfläche. Sie sind gleichmäßiger über die Oberfläche verteilt und durch flachere Vertiefungen getrennt.

Abb. 3. Ausgebrütetes Ei, innere Schalenoberfläche, Äquatorialzone (45×). Viele Basalkalotten zeigen rundliche, flachrandige Resorptionskrater. Die Räume zwischen den Basalkalotten erscheinen zum Teil vertieft und verbreitert.

Bei 5 Eiern konnten wir die Schalendurchmesser messen. An 10 über die Schalen verteilten Meßstellen stellten wir mit einem Mikrometer folgende Maße der Eischalendurchmesser ohne Eihäute fest:

Tabelle 2

	Schalendurchmesser mm				
Maximum	0,27	0,21	0,21	0,20	0,19
Minimum	0,19	0,19	0,19	0,17	0,16
Durchschnitt	0,22	0,20	0,20	0,19	0,18

Da es sich um ausgebrütete Eier handelt, ist es möglich, daß diese Eischalen infolge der Resorption von Schalenbestandteilen durch den Embryo von der Innenoberfläche aus unbebrütet etwas höhere Werte der Schalendurchmesser ergeben hätten.

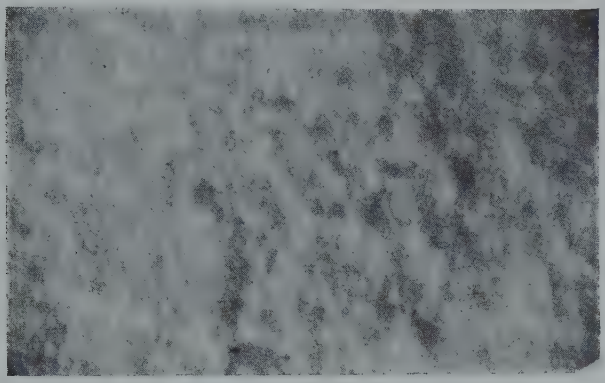


Abb. 2. Schleiereule, Eischale innen, Luftblasenzone 45×

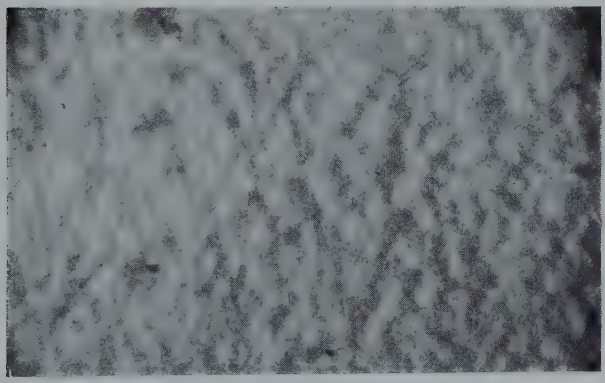


Abb. 3. Schleiereule, Eischale ausgebrütet, innen, Äquatorialzone 45×

Chemische Befunde. Er erschien uns erwünscht, in den Schalen der Schleiereuleneier den Gehalt an Kalk, Phosphor und Magnesia zu bestimmen. 4 Eischalen des Geleges wurden untersucht. Die Ergebnisse in mg auf 1 g Eischale (trocken) bezogen, sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3

Eischale	I	II	III	IV
Ca	302	359	367	369
P	224,2	208	177,8	216,7
Mg	<1	<1	<1	<1

Durchschnittswerte: Kalk 349,2 mg. Phosphor 206,7 mg. Magnesia $<$ 1 mg.

Sehr auffällig erscheint der hohe Phosphorgehalt. Es erschien uns daher erwünscht, die bei den Schleiereuleneischalen erhobenen Befunde mit anderen Vogeleischalen zu vergleichen. Wir wählten aus unserer Eierschalen-

sammlung 10 verschiedene Arten aus und bestimmten Kalk, Phosphor und Magnesia nach den gleichen Analysenmethoden wie bei den Schleiereuleneischalen. Die Ergebnisse sind nach dem Phosphorgehalt geordnet in Tabelle 4 zusammengestellt.

Tabelle 4

Kalk, Magnesia, Phosphor je 1 g Schale in mg geordnet nach Phosphor

	Glührückstand	Ca	P	Mg
1. Schleiereule[1]		349,2	206,7	<1 mg
2. Schwarzer Schwan	52,1%	374,8	83,4	0,6
3. Fischreiher	44,1%	329,1	82,0	1,1
4. Humboldt Pinguin	53,6%	373,6	77,9	0,75
5. Jungfernkranich	56,2%	409,2	76,8	1,2
6. Afrikan. Strauß	55,2%	385,4	76,2	3,9
7. Cayuga Ente	55,1%	389,4	72,5	1,0
8. Kiebitz	50,6%	349,9	71,2	1,9
9. Jagdfasan	55,6%	383,3	69,1	2,7
10. Araucanahuhn	55,8%	384,4	65,8	2,8
11. Kröpfertaube	48,4%	335,4	54,9	3,6

Nach diesen Befunden ist der Phosphorgehalt der Schleiereuleneischalen (Durchschnitt von 4 Bestimmungen) über doppelt so hoch als der Phosphorhöchstgehalt unter den 10 Vergleichseischalen verschiedener Vogelarten. Sobald wir Gelegenheit haben, andere Schleiereulenschalen zu bekommen, werden wir prüfen — unter Benutzung der gleichen Analysenmethodik —, ob der von uns festgestellte sehr hohe Phosphorgehalt der Eischalen nur dem von uns untersuchten Schleiereulengelege eigentümlich ist oder ob allgemein in Schleiereuleneischalen ein so hoher Phosphorgehalt gefunden wird. Sollte einer der Leser dieser Arbeit ein Schleiereulenei aus seiner Sammlung abgeben können, wären wir dankbar, wenn er es nach Hamburg-Rissen, Gudrunstraße 71, schicken würde.

Da die Eier bei Einlage in den Brutapparat sich als stark angebrütet erwiesen, konnten wir die Anfangsentwicklung der Keimscheiben und der Embryonen nicht verfolgen; wir mußten uns daher auf die Feststellung des Gewichtsverlustes während der letzten Bebrütungstage beschränken. Dieser betrug bei 4 noch nicht angepickten lebenden Eiern innerhalb 5½ Bebrütungstagen zwischen 0,35 und 0,55 g, durchschnittlich 0,46 g, demnach täglich etwa 0,08 g.

Die Zeit zwischen Anpicken und Schlüpfen dauerte zwischen 24 und 48 Stunden. Ebenso wie die Eier in verschiedenen Zeitabständen gelegt worden sind, erfolgte das Schlüpfen an verschiedenen Tagen, und zwar am 21. V., 23. V., 24. V., 25. V. abends, 28. V., 30. V.

[1] Durchschnitt von 4 Eierschalen.

Die Schlüpfgewichte betrugen: 14,3, 14,3, 14,45, 14,9, 12,9, 14,5 g.

Sie entsprechen den im Schrifttum gemachten Angaben. NIETHAMMER gibt 13,0 bis 14,5 g an, das Ehepaar HEINROTH berichtet von 2 Schleiereulenkücken mit 13,5 und 14,1 g Schlüpfgewicht.

Über Schleiereulenkücken fanden wir im Schrifttum folgendes: Nach MARTIN (1884) sind die Jungen sehr häßlich; sie werden in der Gefangenschaft außerordentlich zahm. Nach BREHMs Tierleben (1922) sehen die Jungen außerordentlich häßlich aus. Das Ehepaar HEINROTH verfolgte das Wachstum ihrer 2 Schleiereulenkücken durch regelmäßige Wägungen. Auch die HEINROTHs halten ganz junge Schleiereulen für die häßlichsten Vogelkinder wegen ihrer spärlichen Daunen und der durchscheinenden rötlichen Haut. Wir fanden unsere eben geschlüpften Kücken, nachdem sie trocken waren, gar nicht so häßlich.

Da das Ehepaar HEINROTH, HUBL und ECKERT über Schleiereulenkücken ausführlich berichtet haben, bringen wir unsere Beobachtungen nur soweit sie für die künstliche Aufzucht und die Gewöhnung an die Freiheit praktische Hinweise geben.

Unsere Schleiereulenkücken wurden in einem Pappkarton mit hohen Wänden, dessen Boden reichlich mit Zeitungspapier und darüber mit Zellstoff ausgelegt war, im Halbdunkeln gehalten. Der Zellstoff und die obersten Zeitungspapierschichten wurden täglich 1—2mal ausgewechselt. Die Erwärmung erfolgte mittels Infrarotstrahlers nach ELSTEIN, der so aufgehängt wurde, daß am Boden des Pappkartons senkrecht unter dem Strahler in der Höhe des Zellstoffbelages 35 °C erzielt wurde.

Im allgemeinen legten sich die Eulenkücken in die ihrer Behaglichkeit entsprechende Entfernung zum Infrarotstrahler. Nur in den ersten Tagen hatte sich ein Kücken zu weit von der Wärmequelle entfernt und konnte nicht zurückfinden. Dies war von uns nicht bemerkt worden; daher verendete das Kücken infolge Unterkühlung. Es wurde daraufhin selbstverständlich dafür gesorgt, daß die Kücken sich nicht mehr zu weit von der Wärmequelle entfernen konnten. Mit dem Heranwachsen wurde der Infrarotstrahler höher angebracht und der Aufenthaltsraum vergrößert.

Zur Kennzeichnung wurden den Kücken zunächst an einem Lauf Wollfäden verschiedener Farbe angebunden, nach einigen Tagen wurden die Wollfäden durch numerierte Aluminiumblechstreifen, die lose um den Lauf gelegt wurden, ersetzt. Später wurden die Eulen mit Ringen der Vogelwarte Helgoland beringt, da sie nach dem Flüggewerden an die Freiheit gewöhnt werden sollten.

Die Fütterung erfolgte zunächst mit weißen und gelegentlich mit gefangenen grauen Hausmäusen oder Feldmäusen, die uns freundlichst von Bekannten übermittelt wurden. Die schmerzlos abgetöteten weißen Mäuse, wie die in Schlagfallen gefangenen grauen Mäuse wurden in kleine Stücke zerlegt. In den ersten Tagen wurden die kleingeschnittenen Eingeweide und die Muskulatur mit Knochen mittels Pinzette in den Rachen der Kücken gebracht, vom 6. Tage an auch Fellstückchen und der kleingeschnittene Kopf. Außerdem gaben wir kleingeschnittenes Rindfleisch oder Rinderherz bis zur Sätti-

Tabelle 5

Gewichte der Schleiereulen: Schlupfgewicht bis etwa 2 Monate alt im Vergleich zu HEINROTHS

Tage	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Gewicht nach HEINROTH g	14	16	18	21			39			68		93	112		145	152	165	167
Ringnummer																		
381566	14,5		17,2		24,8		35,9		54,2		74,9		99,8			134,2		176,3
381568	14,3		18,3			22,3		34,1		48,1		69,9		97,1			132,4	
381570	14,9		18,4		25,5		37,2		56,4		79,8			114,4		143,8		191,7
381569	12,9		16,3		24,1		36,0		54,4			104,4		131,8		171,1		
381567	14,5		15,1		21,4		37,2			70,3		99,8		126,1			245	

Tage	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
Gewicht nach HEINROTH g	185	210		235	260		280	295	285	295		330		345		358		370
Ringnummer																		
381566		226,8			330			310			325		290					330
381568	170,8		216,6			320			330			358		340				
381570			300			281			320		285			330				
381569	280			295			310		290					330				
381567		227			305		285					320						

Tage	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
Gewicht nach HEINROTH g	358				360									325				
Ringnummer																		
381566													340					
381568	370													380				
381570									370									
381569							345											
381567					345													

Tage	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
Gewicht nach HEINROTH g			325														
Ringnummer																	
381566												295					
381568													350				
381570										305							
381569								315									
381567						270											

gung. Nach Rindfleischfütterung wurden die Eulenkücken schneller wieder hungrig als nach Fütterung mit kleingeschnittenen Mäusen. Rindfleisch oder Rinderherz, das in großen Mengen verzehrt wurde, ist für die Eulenkücken nicht so naturgemäß wie Mäuse. Daher gaben wir vorsorglich Vitakalk (Marienfelde), Multibionta (Merck) und fast nach jeder Mahlzeit je Kücken zunächst 0,2 ml, später 1,0 ml frische Kuhmilch.

Im allgemeinen meldeten die Eulenkücken ihren Hunger durch dauerndes Zischen an. Sie verlangten nachts etwa alle 3 Stunden Futter, machten tagsüber eine längere Fressenspause. Die etwa 14 Tage alten Eulenkücken fraßen zum Teil allein aus dem vorgehaltenen mit Fleischstückchen gefüllten Futtergefäß. So gediehen die 5 Eulenkücken ausgezeichnet. Die oben angegebenen Schlupfgewichte und die Gewichtszunahme innerhalb von etwa 2 Monaten sind in Tabelle 5 mit den von O. und M. HEINROTH angegebenen Gewichtswerten in Vergleich gestellt. Sie entsprechen sich ungefähr. Die Eulen wurden vormittags vor der ersten Fütterung, etwa 7 Stunden nach der letzten Futteraufnahme gewogen. Während in den ersten 3 Wochen eine stetige Gewichtszunahme stattfand, wechselten später Gewichtszunahme und -abnahme ab, ungefähr so, wie es auch O. und M. HEINROTH festgestellt hatten.

In den ersten Tagen nach dem Schlupf können die Schleiereulenkücken ihre verhältnismäßig schweren Köpfe kaum erheben. In Abb. 4 haben wir die 5 überlebenden Kücken liegend dargestellt. Das kleinste Kücken ist 2 Tage alt, das danebenliegende größte Kücken 9 Tage alt. Da im Schrifttum (HEINROTH, ECKERT KLEINSCHMIDT) zahlreiche Abbildungen heranwachsender Schleiereulenkücken vorliegen, bringen wir nur noch eine Abbildung (5) einer unserer Schleiereulen, 67 Tage alt, um die Zahmheit dieser künstlich aufgezogenen Tiere zu demonstrieren. Diese Zahmheit machte sich auch dadurch bemerkbar, daß sie Behaglichkeitstöne ausstießen, wenn man ihr „Köpfchen kraulte“ und gern den Finger der hingehaltenen Hand schnäbelten.

Übrigens sei noch kurz bemerkt: Die Kücken öffneten zwischen dem 8. und 12. Tage ihre Augen, hatten ihr erstes weißes Flaumkleid zwischen dem 18. und 20. Tage fertig. Zu dieser Zeit traten auch die Flügelfederchen deutlich hervor.

Bei einem der 6 Kücken, die alle gleichfarbig waren, stellten wir die Farben nach dem kleinen Farbatlas nach OSTWALD fest:

Daunenfarbe: Grauskala C = weißgrau, weiß 56%, schwarz 44%.

Lauffarbe: 6 c a = III. Kreß 33%, weiß 56%, schwarz 11%.

Über die Unterschiede im Federkleid der beiden Geschlechter fanden wir im Schrifttum nur wenige Angaben: Nach BREHMs Tierleben (1922) zeigt das Weibchen regelmäßig eine düstere Färbung. NIETHAMMER beschreibt das Weibchen als gewöhnlich stärker und düster gefleckt.

Wir konnten an unseren Tieren derartige Unterschiede nicht feststellen. Vielleicht waren sie noch nicht alt genug.

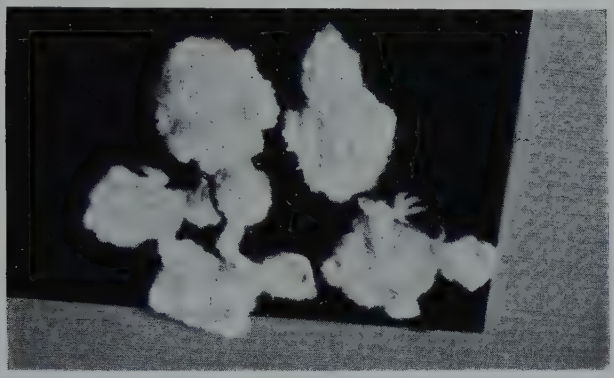


Abb. 4. Schleiereulenkücken, 2—9 Tage alt

Gewöhnung an die Freiheit. Da wir nicht über die Räumlichkeiten verfügten, die flügge gewordenen Schleiereulen ans Fliegen und dann an die Freiheit zu gewöhnen, gaben wir die 5 etwa 2 Monate und einige Tage alten Eulen an einen Bekannten ab, der über die erforderlichen Räumlichkeiten

Abb. 5. Schleiereule, 67 Tage alt

verfügte und sich gern der Mühe unterzog, die flügge gewordenen Schleiereulen langsam der Freiheit zuzuführen.

Herr HANNES GUTSCHOW, Hamburg-Rissen, mit dem wir dauernd in Verbindung standen, berichtete uns Ende Dezember 1961 freundlicherweise folgendes: Der Raum, in dem die Schleiereulen zunächst fliegen lernten, war ein Speicher mit etwa 70 qm Bodenfläche, 2 m Höhe, mit einem Fenster von 70×50 cm. In den ersten 3 Tagen wurde den Eulen das Futter (zerstückelte graue Mäuse und in Hühnerfederchen eingehüllte Rinderherzstückchen) mit der Hand gereicht. Dann fingen sie an, selbst Futter aufzunehmen. Als Futterplatz diente ein im Raum aufgestellter großer 50 cm hoher Holzklotz. Nach etwa 10 Tagen holten alle Eulen ihr Futter selbst, aber nur von dem Holzklotz. Etwa heruntergefallene Futterstücke blieben unbeachtet liegen. Eine Eule fraß besonders viel; sie flog als erste zum Futterplatz, holte sich einige Brocken, die sie auf einem Dachbalken verzehrte. Das Futter wurde vermehrt durch tote Tauben und Kaninchen, die die Eulen bis auf die Knochen sauber abfraßen. Einmal wurde ein Taubenkopf im Gewöll gefunden.

Sobald es dämmerte, wurden die Eulen lebhaft, flogen umher, setzten sich vor das Fenster und pickten gegen die Scheiben. Bei der Fütterung gab es immer ein großes Getanze und Gezische.

Die Eulen baden sehr gern. Jeden Abend wurde ihnen eine große flache Schüssel mit Wasser hingestellt; sie war am nächsten Morgen völlig verspritzt.

Tiere zu töten lernten sie erst, als sie etwa 3 Monate alt waren. Das erste Opfer war eine große weiße Maus, die auf dem Holzklotz angebunden wurde. Alsbald flogen die Eulen auf den Holzklotz zu, stoben aber sofort wieder auseinander, weil sie durch das Gezeter ihres Opfers erschreckt wurden. Eine halbe Stunde später war von der Maus nichts mehr übrig. Bald wagten sie sich auch an lebende Tauben, die in den Eulenraum gelassen wurden.

Eines Tages fehlte die größte Eule. Sie hatte sich durch eine kleine Lücke zwischen den Dachsparren hindurchgezwängt und lebte nunmehr auf dem Scheunenboden. Anfangs bekam sie noch etwas zu fressen; doch bald konnte man sie in der Dämmerung auf Jagd gehen sehen.

Von den nun übriggebliebenen 4 Eulen wurden 2 an einen anderen Schleiereulenliebhaber, der gern selbst Beobachtungen anstellen wollte, abgegeben.

Infolge eines in den nächsten Nächten einsetzenden Sturmes öffnete sich das nicht festschließende Fenster des Eulenraumes, und bei der Fütterung ergab sich, daß nur noch eine Eule im Raum anwesend war. Die weggeflogene Eule kam am Abend durch die während der Fütterung der Pferde offenstehende Tür in den unter dem Eulenraum befindlichen Pferdestall geflogen, konnte leicht eingefangen und in den Eulenraum zurückgebracht werden. Inzwischen war aber die im Raum verbliebene Eule durch das absichtlich offengelassene Fenster weggeflogen. Nun gewöhnten sich die Eulen daran, durch

das Speicherfenster aus- und einzufliegen. Später blieb die Tür zu dem über dem Eulenraum befindlichen Bodenraum geöffnet. Dort fühlten sich die 3 Eulen — die zuerst weggeflogene hatte sich auch wieder eingefunden — heimisch. Nachts gingen sie auf Jagd und bedurften keiner Fütterung mehr.

Herr G. SCHÜRFELD, Hamburg-Hochkamp, gab uns über seine Beobachtungen folgenden Bericht: Die von Herrn GUTSCHOW zunächst betreuten 2 Schleiereulen wurden etwa 2½ Wochen in einem Bodenraum gehalten, mit Fleischbrocken und besonders mit Mäusen gefüttert, die gern angenommen wurden. Die dann freigelassenen Eulen hielten sich 14 Tage in der Umgebung auf, suchten nur noch dann und wann ihren Bodenraum auf. Einige Tage blieben sie ganz weg, kamen aber wieder, was am Verschwinden der ihnen in den Raum gelegten Mäuse festgestellt wurde. Ende Oktober 1961 wurden die Eulen zuletzt zusammen gesehen, später wurden sie auch in Hamburg-Othmarschen beobachtet. Seit Anfang November 1961 sind die Eulen nicht mehr gesehen worden.

Wir danken den Herren W. SCHWEN und P. HILLEBRECHT für die Übermittlung der Schleiereuleneier, den Herren H. GUTSCHOW und G. SCHÜRFELD für die Betreuung der Jungeulen bis zur Gewöhnung an die Freiheit und für die Berichte über ihre Beobachtungen. Wir danken dem Direktor des Hygienischen Instituts, Herrn Prof. Dr. Dr. HARMSEN, für die Förderung der mit unseren Untersuchungen zusammenhängenden Laboratoriumsarbeiten.

Schrifttum

BREHMs Tierleben 1922. Bd. 8: MARSCHALL, HEMPELMANN und ZUR STRASSEN, Vögel Bd. 3.

ECKERT, H.: Wachstum und Verhalten junger Schleiereulen. Die Natur **69** (1961) 1—5.

HEINROTH, O. und M.: Die Vögel Mitteleuropas II, S. 8.

HUBL, H.: Beiträge zur Kenntnis der Verhaltensweisen junger Eulenvögel. Z. f. Tierpsychol. **9** (1952) 102/118.

KLEINSCHMIDT, O.: Die Raubvögel der Heimat. Leipzig, Quelle und Meyer 1954.

MARTIN, PH. L.: Illustrierte Naturgeschichte der Thiere. 1884, Bd. I, Abt. A, Vögel, S. 503.

NIETHAMMER, G.: Handbuch der Deutschen Vogelkunde Bd. II (1938) 120/25.

OSTWALD, W.: Die kleine Farbmeßtafel. Ausgabe A. Verlag „Musterschmidt", Frankfurt a. M., Göttingen, Berlin.

SCHWARZ, L.: Über eine neue Schierlampe. „Deutsche Wirtschaftsgeflügelzucht" (1954) 24. VII.

— und E. KRASEMANN: Die Quecksilberdampf-Quarz-Schier-Lampe nach Blohm. Geflügel-Börse, Westdeutsche Ausgabe (1956) Nr. 2.

SZIELASKO, A.: Bedeutung der Eierschalenstruktur der Vögel für die Systematik. Journ. f. Ornithologie **61** (1913) Heft 1.

On the nomenclature of various pores of latero-sensory canals in fishes

By

A. S. Kapoor[1]

With 5 figures

(Eingegangen am 9. März 1962)

In a separate publication (Kapoor, in press) I have described the mode of formation of the sensory canals in *Ophicephalus punctatus* Bloch and *Wallago attu* Bl. & Schn., and have pointed out that in both these fishes the steps involved in the process are more or less the same as described for *Amia* by Allis, as early as in the year 1889. Thus a neuromast lying at the surface of the epithelium invaginates into a pit which gradually deepens, and the two edges of the deepening pit (fig. 1) grow inward, and finally meet and fuse each other over the invaginated neuromast so as to enclose it in a small section of the canal with two openings (half-pores of Allis 1889), one at either end (fig. 2). To illustrate our point, a section of the supraorbital canal in *O. punctatus* can be taken as an example (figs. 1—3). Each neuromast that belongs to it, gets enclosed in a section of the canal in the manner stated above, and each such section possesses two openings, one at either end. Subsequently, two half-pores of the adjoining sections of the canal fuse each other and the

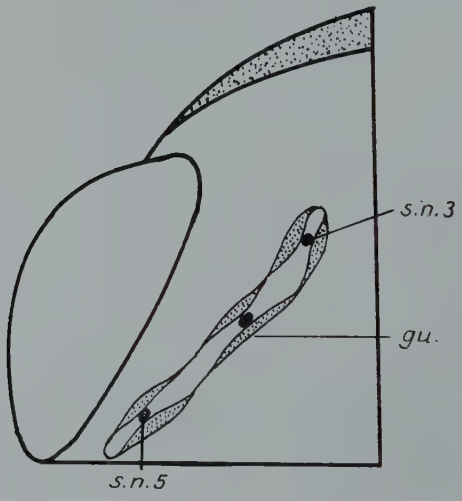


Fig. 1. Dorsal view of a portion of the head of *O. punctatus* showing the third, fourth and fifth supraorbital neuromasts lying in deep pits or gutters (9 mm. stage)

[1] Dr. A. S. Kapoor, Department of Zoology, University of Rajasthan, Jodhpur, India.

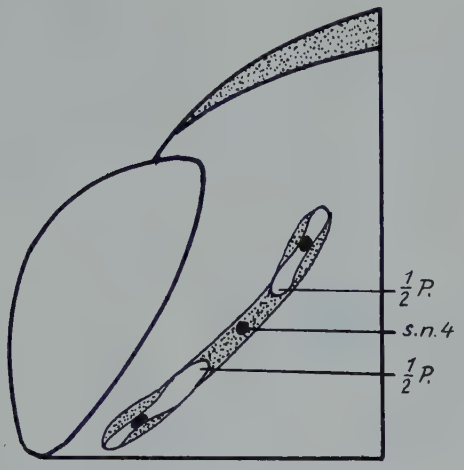


Fig. 2. Dorsal view of a portion of the head of *O. punctatus* showing the fourth supraorbital neuromast enclosed in a section of the canal with two half-pores (9.5 mm. stage)

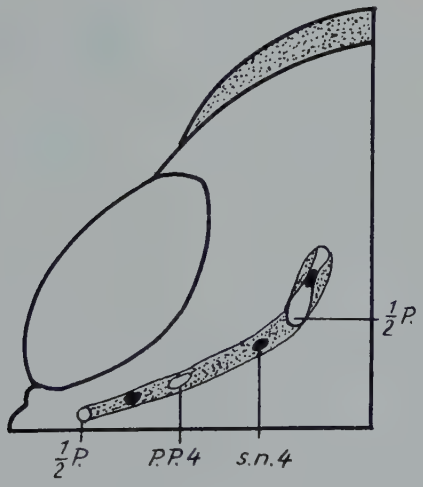


Fig. 3. Dorsal view of a portion of the head of *O. punctatus* showing the fourth and fifth supraorbital neuromasts enclosed in a section of the canal with one primary and two half-pores (9.8 mm. stage)

single pore thus formed (fig. 3) is called a primary pore.[2] The final result is the formation of a continuous canal along which one primary pore is formed in between two neuromasts (fig. 4).

The nomenclature employed by ALLIS (1889) for the different pores in his descriptions of *Amia*, and hitherto followed by a number of investigators (OMARKHAN 1949, GOSLINE 1949 etc.), is to a certain extent misleading.

[2] It must be noted, however, that these steps may be remarkably abbreviated in many fishes, including *O. punctatus* and *W. attu* studied by me (KAPOOR 1961 a, KAPOOR, in press), and it may not be possible to observe all the details leading to the formation of primary pores.

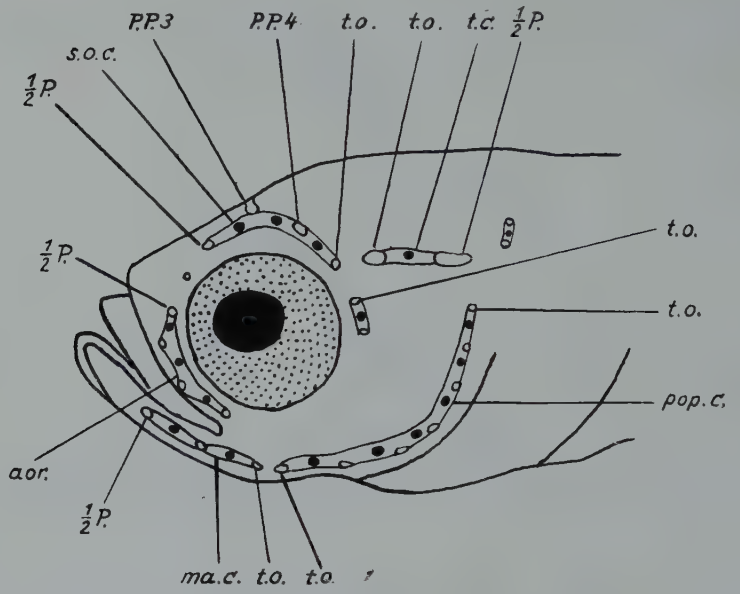


Fig. 4. Lateral view of the head of *O. punctatus* showing the third, fourth and fifth supraorbital neuromasts enclosed in a continuous canal along which one primary pore occurs between two adjacent neuromasts (10 mm. stage)

Thus on pp. 536—537 ALLIS describes such anastomoses as those occurring between the posterior terminal opening of the supraorbital canal and the "main canal" between organs 14 and 15, or between the terminal opening of the "operculo-mandibular" canal with the "main canal" between organs 16 and 17, etc. as "the result of the fusion of two primary pores which coalesce to form double pores, in the same way that two half-pores unite to form primary pores", and he likewise regards the pore formed by the fusion of the two terminal openings of the mandibular and preopercular canals as a double one. It is, therefore, obvious that in such cases of fusion he has regarded a terminal opening as a primary pore and not a half-pore. Moreover, according to him, any fusion between two pores of different canals (irrespective of the fact whether it is a fusion between three terminal openings, or between two primary pores, or between two terminal openings) always results in the formation of a "double pore".

The above naturally does not give any correct picture of the actual composition or the manner of formation of the resulting pore. It is, therefore, the opinion of the present writer that any pore formed as a result of fusion between two half-pores should be termed a primary pore; likewise, such pores which are formed by a fusion of two terminal openings should be treated as primary pores, because the terminal openings are by the very manner of their development, essentially half-pores.

Certain of the half-pores exist even in the adult as the terminal openings of some canals and their diverticulae. Thus for example, the anteriormost

openings (= terminal openings) of the supra- and infraorbital canals in *Heteropneustes fossilis* (KAPOOR 1960 a), *Wallago attu* (KAPOOR 1961 b) and *Ophicephalus punctatus* (KAPOOR 1960 b) are really half-pores (fig. 5). The fifth opening of the supraorbital canal in both *W. attu* and *H. fossilis,* as well as the first or the mesial opening of the supratemporal diverticulum in *O. punctatus* (fig. 5) are also half-pores (= terminal openings). Likewise, the

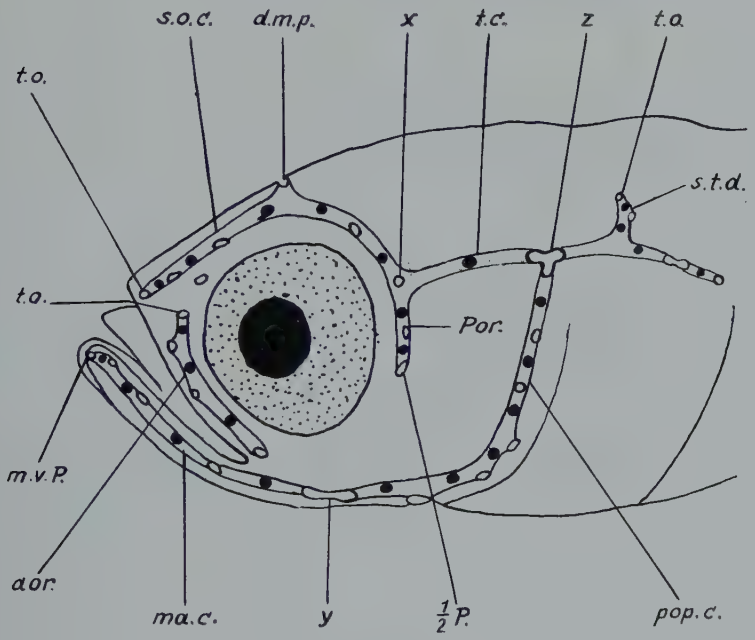


Fig. 5. Lateral view of the head of *O. punctatus* showing the different canals as they appear in an 11 mm. stage. All the canals, except the infraorbital, have been fully formed

anteriormost opening of the mandibular canal in *W. attu* and *H. fossilis* is a half-pore and is to be labelled as a terminal opening. But in *O. punctatus* (fig. 5) the anterior terminal openings (= half-pores) of the mandibular canals of the two sides fuse to form the median ventral pore (m.v.p.), which is, therefore, in all essential respects a primary pore. Besides, the posterior terminal opening (= half-pore) of the mandibular canal invariably fuses with the ventral terminal opening (= half-pore) of the preopercular canal to form a primary pore (*y*) in various fishes, as for example in *O. punctatus* (fig. 5).

The pore (*z*) found at the junction of the preopercular and temporal canals (fig. 5) is formed by the fusion of the dorsal terminal opening (= half-pore) of the preopercular canal with the two half-pores of the temporal canal and should, therefore, be called a compound pore. Likewise, another compound pore (*x*) is formed by a fusion of the posterior terminal openings

(= half-pores) of the supra- and infraorbital canals with the anterior terminal opening (= half-pore) of the temporal canal behind the eye (fig. 5).

A double pore, in my opinion, should be regarded as that which is formed by a union of two primary pores, as for example the dorso-median pore (d.m.p.) in the frontal commissure of *O. punctatus* (fig. 5), since it is formed by a fusion of the third primary pores of the supraorbital canals of the two sides (KAPOOR, in press).

References

ALLIS, E. P.: The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*. J. Morph. **2** (1889) 463—566.

GOSLINE, W. A.: The sensory canals of the head in some cyprinodont fishes, with particular reference to the genus *Fundulus*. Occ. Pap. Mus. Zool., Ann Arbor. No. 519 (1949) 1—17.

KAPOOR, A. S.: Sensory canals and related dermal bones of the head in *Heteropneustes fossilis* Bloch. Z. f. wiss. Zool. **164** (1960 a) 315—323.

— Sensory canals and related dermal bones of the head in *Ophicephalus punctatus* Bloch. Z. f. wiss. Zool. **164** (1960 b) 324—335.

— The time and order of formation of sensory canals in the fishes *Ophicephalus punctatus* (*Ophicephalidae*) and *Wallago attu* (*Siluridae*). Copeia No. 2 (1961 a) 176—181.

— Sensory canals and related dermal bones of the head in *Wallago attu* Bl. & Schn. Trans. Amer. Micr. Soc. **80** (1961 b) 329—343.

— On the mode of formation of latero-sensory canals in *Ophicephalus punctatus* Bloch (*Ophicephalidae*) and *Wallago attu* Bl. & Schn. (*Siluridae*), and the question of homology between the 'teleostean' and the 'plagiostomian' canals. In Press.

OMARKHAN, M.: The lateral sensory canals of larval *Notopterus*. Proc. zool. Soc. Lond. **118** (1949) 938—972.

Explanation of Letterings

aor.	antorbital part of infraorbital canal
d. m. p.	dorso-median pore
gu.	gutter
ma. c.	mandibular canal
m. v. p.	median ventral pore
por.	postorbital part of infraorbital canal
pop. c.	preopercular canal
p. p.	primary pore
s. n.	neuromast of the supraorbital canal
s. o. c.	supraorbital canal
s. t. d.	supratemporal diverticulum
t. c.	temporal canal
t. o.	terminal opening
x	pore at the junction of infra- and supraorbital canals
y	pore at the junction of mandibular and preopercular canals
z	pore at the junction of preopercular and temporal canals

Department of Zoology, University of the Orange Free State, Republic of South Africa

Hybridization experiments in Acheilognathine fishes (Cyprinidae, Teleostei). Intergeneric Hybrids between *Rhodeus spinalis, Rhodeus ocellatus* from Korea and Japan, and *Acheilognathus tabira*

By

J. J. Duyvené de Wit[1]

With 14 figures and 7 tables

(Eingegangen am 9. Mai 1962)

Introduction

In a previous paper (Duyvené de Wit 1961) we reported that the presence of both gametic and genomic compatibility could be established in the following hybrid combinations: *Rhodeus ocellatus* (from Japan) × *R. ocellatus* (from Korea), *R. ocellatus* (from Japan) × *R. spinalis* (from Taiwan) and *R. ocellatus* (from Korea) × *R. spinalis*.

The combinations of what appear to be allopatric subspecies yielded fully fertile hybrid progenies under laboratory conditions.

In another publication we reported upon the experimental hybridization between the three above mentioned geographical races of the genus *Rhodeus* and the Japanese species *Tanakia tanago*. The six kinds of intergeneric hybrids obtained from these hybrid combinations consisted only of phenotypical males. Although gametic compatibility appeared to be complete, genomic compatibility was therefore incomplete (Duyvené de Wit 1962).

This paper deals with the results obtained by crossing *R. ocellatus* (Korea), *R. ocellatus* (Japan) and *R. spinalis* respectively with *Acheilognathus tabira* (Jordan & Thompson).

Material and Method

A. tabira inhabits Japan where it is sympatric with *R. ocellatus ocellatus* (Kner). It is allopatric, however, with *R. ocellatus* (Kner) from Korea and *R. spinalis* (Oshima) from Taiwan. The spawning behavior of these four kinds of bitterling is fairly similar, but hybridization with the aid of freshwater mussels was not attempted. Instead artificial insemination was used.

In table 1 the six possible hybrid combinations are designated by the numbers 1—6.

The number of larvae produced by these combinations ranged from 12—50, but some of them perished accidentally during the course of their

[1] Prof. Dr. J. J. Duyvené de Wit, Department of Zoology, University of the Orange Free State, Bloemfontein, South Africa.

Table 1

	A. tabira ♀	*A. tabira* ♂
R. ocellatus (Korea) ♀		1
R. ocellatus (Korea) ♂	2	
R. ocellatus (Japan) ♀		3
R. ocellatus (Japan) ♂	4	
R. spinalis (Taiwan) ♀		5
R. spinalis (Taiwan) ♂	6	

development. The following results are based on the hybrids that reached the adult stage.

Results

Before describing the various hybrids obtained, we wish to mention some observations concerning the hatching time and the duration of post-embryonic development of the hybrid larvae as compared with those of the parental species.

In the parental species, *A. tabira*, *R. ocellatus* (Korea), *R. ocellatus* (Japan) and *R. spinalis*, hatching of the larvae occured 43, 32, 36 and 45 hours after insemination, respectively. In the hybrid combinations, the hatching times were 54, 36, 48 and 60 hours, respectively, thus showing a slight retardation. The number of days between insemination and the attaining of the free swimming stage (marked by the filling of the air bladder) in the larvae of the parental species was 21, 21, 19 and 19 days. In the six hybrid combinations this time was practically the same. The present data are summarized in table 2.

Table 2

Parental species and hybrids	hours between insemination and hatching	days between insemination and free swimming stage
A. tabira	43	21
R. ocellatus (Korea)	32	21
R. ocellatus (Japan)	36	19
R. spinalis	45	19
R. ocellatus (Korea) ♀ × *A. tabira* ♂	*)	21
A. tabira ♀ × *R. ocellatus* (Korea) ♂	54	20
R. ocellatus (Japan) ♀ × *A. tabira* ♂	36	21
A. tabira ♀ × *R. ocellatus* (Japan) ♂	48	21
R. spinalis ♀ × *A. tabira* ♂	*)	18
A. tabira ♀ × *R. spinalis* ♂	60	21

*) not observed

1. *R. ocellatus* (Korea) ♀ × *A. tabira* ♂

In this combination, gametic compatibility was complete and a number of larvae were obtained. Unfortunately they perished accidentally before reaching maturity and therefore the characteristics of the hybrids could not be established. Both parental species are illustrated in figs. 1 and 2 respectively.

2. *A. tabira* ♀ × *R. ocellatus* (Korea) ♂

In this combination, which is the reciprocal of the first one, fertilization of the eggs was complete. Fourteen hybrids attained the adult stage. They showed no uniformity in their general appearance. Five of them tended to resemble the maternal species, *A. tabira,* and nine showed a peculiar coin-shaped body which is also displayed, although to a lesser degree, by the paternal species, *R. ocellatus,* from Korea, especially in the full-grown males.[2]

In body size they varied from large to small, as indicated in table 3.

Fig. 1. Specimen of female *R. ocellatus* (Korea). Standard length 44 mm.

Fig. 2. Specimen of male *A. tabira.* Standard length 61 mm.

[2] It should be noted that from the tenth day onwards, the development in part of the larvae of this combination was abnormal in that their heads bent upwards, thus forming an angle of 90° with the spine. Some of these larvae perished after the 16th day.

Table 3

No. of specimen	(a) body length mm	(b) body depth mm	index a/b
	normal-shaped hybrids		
1	58	24	2.42
2	58	23	2.52
3	52	23	2.26
4	46	19	2.42
5	35	13	2.69
Average	50	20	2.50
	coin-shaped hybrids		
6	57	28	2.04
7	51	26	1.96
8	51	25	2.04
9	44	22	2.00
10	40	22	1.82
11	31	17	1.82
12	30	17	1.65
13	30	16	1.89
14	29	14	2.07
Average	40	21	1.90

All hybrids showed a male phenotype. Red pigmentation, which is lacking in *A. tabira* but present in *R. ocellatus* during the spawning season, was also present in the hybrids, especially on their bellies, and to a slighter degree on their dorsal, caudal and anal fins. In half of the hybrids tubercles were present on top of the snout. No milt production could be detected by means of stripping.

Specimens of the large, medium sized and small hybrids (the latter two of the coin-shaped type) are illustrated in fig. 9, and one of the maternal species, *A. tabira*, and of the paternal species, *R. ocellatus* from Korea, in figs. 3 and 4.

Fig. 3. Specimen of female *A. tabira*. Standard length 49 mm.

Fig. 4. Specimen of male *R. ocellatus* (Korea). Standard length 37 mm.

3. *R. ocellatus* (Japan) ♀ × *A. tabira* ♂

Egg fertilization in this combination was complete, and sixteen hybrids attained the adult stage. In body shape, they were fairly intermediate between the parental species. In body size, they showed a gradual transition from large to small as indicated in table 4.

Table 4

No. of specimen	(a) body length mm	(b) body depth mm	index a/b
1	66	24	2.75
2	63	24	2.64
3	61	20	3.05
4	60	21	2.86
5	60	20	3.00
6	60	20	3.00
7	59	22	2.68
8	58	20	2.90
9	58	22	2.64
10	56	18	3.11
11	54	19	2.84
12	51	19	2.68
13	50	18	2.78
14	45	15	3.00
15	41	14	2.93
16	35	11	3.18
Average	55	19	2.89

All hybrids showed a male phenotype. During the spawning season the display of red pigmentation was present but weak. In six hybrids tubercles were present on top of the snout. By means of stripping no milt production could be observed.

In three hybrids, the regular arrangement of the scales appeared to be disrupted, showing a whirl-like pattern (fig. 11). In four other specimens,

there were slight deformations in the tail region. One specimen showed a blunted and deformed snout of the type described in a specimen of *A. lanceolatus* by Honma & Duyvené de Wit (1961). It also showed underdeveloped gill covers and telescope eyes.

A medium sized and a small hybrid are illustrated in fig. 10. A specimen of the maternal species, *R. ocellatus* from Japan, is illustrated in fig. 5.

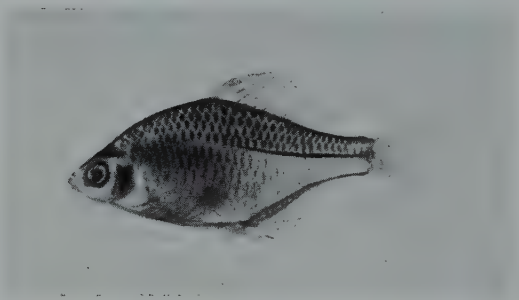


Fig. 5. Specimen of female *R. ocellatus* (Japan). Standard length 51 mm.

4. *A. tabira* ♀ × *R. ocellatus* (Japan) ♂

In this combination, egg fertilization was complete, and eight hybrids attained the adult stage. Except for one specimen which had an abnormally small body depth, the hybrids tended to resemble the paternal species with respect to their body shape.

In body size, the hybrids varied from large to small as indicated in table 5.

Table 5

No. of specimen	(a) body length mm	(b) body depth mm	index a/b
1	82	37	2.22
2	71	33	2.15
3	63	28	2.25
4	60	26	2.31
5	53	26	2.04
6	53	17	3.18
7	48	17	2.82
8	33	11	3.00
Average	58	24	2.42

All the hybrids exhibited a male phenotype. In most of them, a small number of tubercles were present on top of the snout, but red pigmentation was absent during the spawning season. No milt production could be detected by means of stripping.

Fig. 6. Specimen of male *R. ocellatus* (Japan). Standard length 45 mm.

A medium sized hybrid and the small one with an abnormal snout are illustrated in fig. 12. The paternal species, *R. ocellatus* from Japan, is illustrated in fig. 6.

In general appearance, the hybrids of the reciprocal combinations 3 and 4 are dissimilar.

5. *R. spinalis* ♀ × *A. tabira* ♂

Egg fertilization in this combination was complete, and three hybrids attained the adult stage. In body shape, they were fairly intermediate between the parental species. In body size, however, the differed (see table 6).

The hybrids showed a male phenotype. During the spawning season, tubercles were present on top of the snout, but red pigmentation was absent and no milt was obtained by stripping.

Table 6

No. of specimen	(a) body length mm	(b) body depth mm	index a/b
1	65	23	2.83
2	59	21	2.81
3	55	18	3.06
Average	60	21	2.86

A medium sized hybrid is illustrated in fig. 13. The maternal species, *R. spinalis,* is illustrated in fig. 7.

6. *A. tabira* ♀ × *R. spinalis* ♂

In this combination, fertilization was complete. Twenty-three hybrids attained the adult stage. In body shape, they tended to resemble the paternal species, *R. spinalis.* In body size they showed a gradual transition from large to small as indicated in table 7.

Fig. 7. Specimen of female *R. spinalis*. Standard length 46 mm.

Table 7

No. of specimen	(a) body length mm	(b) body depth mm	index a/b
1	63	24	2.63
2	60	22	2.73
3	60	22	2.73
4	58	25	2.32
5	56	22	2.55
6	56	23	2.43
7	56	21	2.67
8	54	20	2.70
9	52	22	2.35
10	50	21	2.38
11	50	18	2.78
12	50	18	2.78
13	50	19	2.63
14	46	18	2.28
15	46	18	2.28
16	45	19	2.37
17	44	18	2.44
18	43	16	2.75
19	40	15	2.67
20	37	13	2.85
21	35	15	2.33
22	35	15	2.33
23	33	14	2.36
Average	49	19	2.58

All hybrids showed a male phenotype. Tubercles were present on top of the snout during the spawning season and red pigmentation was present on the belly. No milt production could be detected by stripping. In five specimens, slight deformations of the tail region were present, and in three specimens, the regular arrangement of the scales was somewhat disturbed.

A large and a small hybrid are illustrated in fig. 14. The paternal species, *R. spinalis*, is illustrated in fig. 8.

Fig. 8. Specimen of male *R. spinalis*. Standard length 43 mm.

In their general appearance, the hybrids of reciprocal combinations 5 and 6 show considerable differences

Fig. 9. A large, medium sized and small hybrid specimen obtained from the combination *A. tabira* ♀ × *R. ocellatus* (Korea) ♂. Standard lengths 58, 44 and 31 mm respectively. The latter two specimens show a coin-shaped body

Conclusions

From the present experimental investigations, it appears that gametic compatibility between *R. ocellatus* from Korea and Japan and *R. spinalis* from Taiwan on the one hand, and *A. Tabira* on the other was complete. The same results were also observed in crosses involving *Tanakia tanago* instead of *A. tabira* (Duyvené de Wit 1962). In both cases, gametic compatibility manifested itself on the intergeneric level.

In our present crosses, genomic compatibility was incomplete. All hybrid combinations produced only phenotypical males. By means of stripping no

Fig. 10. A medium sized and a small hybrid obtained from the combination *R. ocellatus* (Japan) ♀ × *A. tabira* ♂. Standard lengths 59 and 35 mm. respectively

Fig. 11. The medium sized hybrid from fig. 10, but desiccated in order to show the disturbed scale pattern on the left and right side of the specimen

Fig. 12. A medium sized and a small hybrid obtained from the combination *A. tabira* ♀ × *R. ocellatus* (Japan) ♂. Standard lengths 60 and 33 mm. respectively. The small one shows an obtuse snout

milt production could be observed, and from this it is concluded that the hybrids were sterile or nearly so. In some of the hybrids, nuptial colors and tubercles on the snout were present during the spawning season, but in others, these features were almost or absolutely lacking.

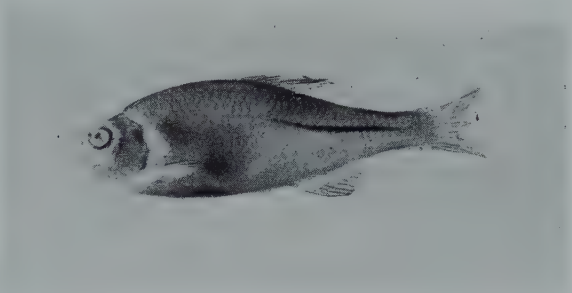


Fig. 13. A medium sized hybrid obtained from the combination *R. spinalis* ♀ × *A. tabira* ♂. Standard length 59 mm.

Fig. 14. A large and a small hybrid obtained from the combination *A. tabira* ♀ × *R. spinalis* ♂. Standard lengths 58 and 37 mm. respectively

The five kinds of hybrids that reached the adult stage differed in general appearance. Moreover, the hybrids from the combinations nos. 3 and 5, differed considerably from their respective reciprocals. Even within single progenies there was no uniformity amongst the individual hybrids. In combination 2, the appearance of coin-shaped individuals seems to indicate a degree of genomic incompatibility which expresses itself phenotypically in an almost pathological body form.

The taxonomic characteristics of the present hybrids will be published separately.

Summary

1. Intergeneric hybrids have been obtained experimentally from the following combinations: a) *Rhodeus ocellatus* (Korean strain) × *Acheilognathus tabira*, b) *R. ocellatus* (Japanese strain) × *A. tabira* and c) *R. spinalis* × *A. tabira*. In these cross combinations gametic compatibility was complete.

2. All adult hybrids obtained from five hybrid combinations, exhibited a male phenotype. Some of them displayed nuptial colors during the spawning season, but all appeared to be sterile.

3. The different kinds of hybrids originating from the various crosses differed from one another, sometimes considerably.

4. There was no uniformity between the individuals of the separate F_1 generations. This feature is interpeted as a manifestation of genomic incompatibility.

Acknowledgements

The author is greatly indebted to Professor Tokiharu Abe and Dr. Yoshitsugu Hirosaki for supplying the Japanese Acheilognathine species, to Professor Moon-ki Chyung and Mr. Kyun Hyun Kim for supplying the Korean Acheilognathine species, to Professor Fah-hsuen for supplying the Taiwan Acheilognathine species, and to Mr. R. A. Cragg for providing photographs of the illustrated specimens. The financial assistance of the Board of the University of the Orange Free State and of the Council for Scientific and Industrial Research of the Republic of South Africa is gratefully acknowledged.

References

Duyvené de Wit, J. J.: Hybridization Experiments in Rhodeine Fishes (Cyprinidae, Teleostei). The Interspecific Hybrids of *Rhodeus ocellatus* from Japan and Korea, and *Rhodeus spinalis* from Taiwan. Can. J. Zool. **39** (1961) 487—490.

— Hybridization Experiments in Acheilognathine Fishes (Cyprinidae, Teleostei). The Intergeneric Hybrids between *Rhodeus spinalis* and the Korean and Japanese Subspecies of *Rhodeus ocellatus*, and *Tanakia tanago*. Zoologica (N. Y.) (1962). (In press.)

Honma, Y., and J. J. Duyvené de Wit: Teratologic Observations in Rhodeine Species and Hybrids (Cyprinidae). I. Three Specimens with Abnormal Heads. Annot. Zool. Japon. **34** (3) (1961) 153—158.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg
(Direktor: Prof. Dr. Franz Duspiva)

Freilandfund von *Branchiura sowerbyi* in einem Rheinaltwasser

Von

Herbert W. Ludwig und Fritz Ziegler[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 16. März 1962)

Branchiura sowerbyi Beddard (1892) (Tubificidae, Oligochaeta) wurde erstmals von Beddard (1891, 1892) aus dem Victoria-regia-Becken von Regent's Park in London beschrieben. Weitere Funde in ähnlichen Warmwasserbecken wurden aus Hamburg (Michaelsen 1908), Dublin (Southern 1909), Göttingen und Frankfurt (Keyl 1913), Kew und Oxford (Friend 1924), Münster/Westfalen (Ude 1935) und Moskau (Malevich 1937) bekannt. Zunächst wurde eine Einschleppung aus Südamerika, der Heimat der Victoria regia vermutet. Als jedoch Stephenson (1912, 1930) feststellte, daß die Art in Indien, China, Japan und Java gemein ist, hielt man Ostasien für die Heimat von *Branchiura sowerbyi*. Überraschend war daher die Entdeckung einiger Freilandstandorte im französischen Rhônegebiet durch Perrier (1909). In der Folgezeit zeigte sich dann, daß der „Lombric à panache" oder „Ver à panache" in Südost-, Ost- und Nordostfrankreich sowie in Belgien weit verbreitet und z. T. recht häufig ist (Despax 1916, Hesse und Paris 1923, Leger 1924, Remy 1927, Lestage 1932, Damas 1938). Die meisten dieser Autoren neigten deshalb zu der Ansicht, *Branchiura sowerbyi* sei Kosmopolit und in Europa bislang lediglich der Beobachtung entgangen. Diese Vermutung wurde gestützt durch das Auffinden des Wurmes im Buckeye Lake in Ohio/USA (Spencer 1931, 1932), sowie durch die Beschreibung einer *Branchiura* (es handelt sich offensichtlich auch um *Br. sowerbyi*) von den Ufern des Nils (El-Duweini 1945). Neuerdings fand Mann (1958) den Wurm in der Themse bei Reading (Warmwasserabfluß eines Kraftwerkes) und im Flußgebiet von Avon und Kennet in Südengland. Aus Deutschland liegen unseres Wissens erstaunlicherweise noch keine Freilandfunde vor.

In einer von Großpraktikanten unseres Instituts am 29. November 1961 genommenen Schlammprobe fand sich ein Oligochaet, der durch fiederartig angeordnete Kiemen an der Dorsal- und Ventralseite des Hinterendes auffiel (Abb. 1) und als *Branchiura sowerbyi* bestimmt wurde. Sofort am nächsten Tag vorgenommene Nachforschungen erbrachten ein weiteres Exemplar. Der Fundort ist ein Altwasser am rechten Rheinufer südlich Mannheim bei Rheinkilometer 418,85. Bei hohem Wasserstand ist dieser etwa 300 m lange

[1] Priv.-Doz. Dr. H. W. Ludwig und Fritz Ziegler, Heidelberg, Sofienstr. 6, Zoologisches Institut der Universität.

Abb. 1. Kiementragendes Hinterende von *Branchiura sowerbyi*. Man beachte die wellenförmige Bewegung der Kiemen (Phot. H. Gebbing)

Altrheinarm, der sich parallel des Rheines erstreckt, über je einen Einschnitt im Rheindamm am oberen und unteren Ende mit dem Fluß in Verbindung. Infolge des trockenen Herbstwetters war zur Zeit des Fundes das Altwasser vom Fluß isoliert und bis auf einen Tümpel von etwa 15 m² Fläche und 50 cm größter Tiefe, in dem einige Äste und verrostete Blecheimer lagen, ausge-

Abb. 2. Fundort von *Branchiura sowerbyi*. Blick in das nahezu ausgetrocknete Altwasser. Hinter dem Damm rechts liegt der Rhein

trocknet. Das erste Exemplar, dem das Vorderende fehlte, wurde in dem schlammig-sandigen Inhalt eines solchen Eimers gefunden, das zweite, unversehrte, im Schlammüberzug eines im Untergrund steckenden Astes. Die Suche nach weiteren Exemplaren von *Br. sowerbyi* wurde durch Eisbildung und später durch Ansteigen des Wasserspiegels vereitelt (am 7. 12. 1961: 45 m² Fläche, 70 cm Tiefe, Eisdecke; siehe Abb. 2). Zur Zeit des Fundes wurden folgende Werte bestimmt: Temperatur 6 °C, PH-Wert 6, deutsche Härte 21 °. Der Untergrund des Tümpels bestand aus Schlamm mit Sand- und Kiesbeimengung.

Als Begleitfauna wurden festgestellt:

Protozoa: *Euglena, Vorticella, Epistylis, Carchesium.*
Turbellaria: *Planaria torva.*
Gastropoda: *Viviparus fasciatus, Physa acuta, Lymnaea ovata.*
Lamellibranchiata: Glochidien an *Alburnus alburnus,* im ausgetrockneten Teil Schalen von *Unio pictorum, U. tumidus, Anodonta cygnaea.*
Oligochaeta: *Limnodrilus claparedeanus, L. hoffmeisteri.*
Hirudinea: *Piscicolageomet ra, Herpobdella octoculata, H. testacea, Glossiphonia complanata, Theromyzon tessulatum.*
Crustacea: *Daphnia longispina, Bosmina longirostris, Chydorus sphaericus, Eucyclops macrurus, Cyclops strenuus, Diacyclops bicuspidatus, Cambarus limosus, Asellus aquaticus, Gammarus pulex.*
Insecta: Larven von *Corethra plumicornis, Calopteryx* und Agrioniden.
Bryozoa: Statoblasten von *Plumatella.*
Pisces: *Phoxinus laevis, Alburnus alburnus.*

Der erstaunlich hohe Artenreichtum des kleinen Gewässers ist wahrscheinlich auf die starke Einengung des Lebensraumes infolge Austrocknung des Altwassers zurückzuführen.

Die Frage, ob *Branchiura sowerbyi* in unserem Gebiet endemisch ist, können wir wohl verneinen, da die Rheinaltwasser und die übrigen Gewässer der Rheinebene von LAUTERBORN (u. a. 1904, 1917) eingehend untersucht wurden. Viel wahrscheinlicher ist eine Besiedlung oder Verschleppung vom französischen Verbreitungsgebiet her. Durch diese Vermutung wird die unseres Erachtens immer noch offene Frage, ob *Branchiura sowerbyi* in Westeuropa endemisch oder eingeschleppt ist, nicht berührt. Daß nämlich eine Verschleppung mit Warmwasserpflanzen durchaus in Betracht gezogen werden muß, beweist der bislang übersehene Fund im Victoria-regia-Becken des Botanischen Gartens in Moskau (MALEVICH 1937). Hier kommt eine direkte Einschleppung aus dem Freiland der Umgebung wohl kaum in Frage.

Der hier beschriebene Fund aus einem natürlichen Gewässer ohne jeglichen Warmwasserzufluß weist erneut darauf hin, daß *Branchiura sowerbyi* zu den extrem eurythermen Oligochaeten zu rechnen ist, wenn auch, worauf besonders MANN (1958) hinweist, in kühleren Gewässern offenbar keine hohen Bestandsdichten erreicht werden. Es ist durchaus zu erwarten, daß *Branchiura sowerbyi* zumindest im Westen und Südwesten Deutschlands verbreitet ist und bei genaueren Nachforschungen, die sehr erwünscht wären, gefunden wird.

Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen wurde *Br. sowerbyi* in zahlreichen Exemplaren in einem fast ausgetrockneten temporären Tümpel auf der Altrheininsel bei Ketsch (etwa 9 km südsüdöstlich des ersten Fundortes) gefunden.

Schrifttum

Beddard, F. E.: Preliminary notice of a new branchiate Oligochaete (*Branchiura sowerbyi*). Nature **45** (1891) 109—110.

— A new branchiate Oligochaete (*Branchiura sowerbyi* n. g., n. sp.). Quart. J. micr. Sci. **33** (1892) 325—341.

Damas, H.: Sur la présence dans la Meuse belge de *Branchiura sowerbyi* (Beddard), Craspedacusta sowerbyi (Lankester) et Urnatella gracilis (Leidy). Ann. Soc. Roy. zool. Belge **69** (1938) 293—310.

Despax, R.: Une nouvelle station française de *Branchiura sowerbyi* Beddard. Bull. Soc. zool. France **41** (1916) 46—48.

El-Duweini, A. K.: Notes on a fresh-water Oligochaete of the genus *Branchiura*. Bull. Fac. Sci. Fouad I Univ. **25** (1945) 15—22.

Friend, H.: The story of British annelids. London (1924).

Hesse et Paris: Sur la présence de *Branchiura sowerbyi*, Oligochète limicole, dans le département de la Côte d'Or. Ann. Univ. Grenoble **34** (1923). Zitiert nach Malevich.

Keyl, F.: Beiträge zur Kenntnis von *Branchiura sowerbyi* Beddard. Z. wiss. Zool. **107** (1913) 199—308.

Lauterborn, R.: Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung. II. Faunistische und biologische Notizen. Mitt. Pollichia **1904** (1904) 1—70.

— Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstromes II. Sitz.-Ber. Heidelbg. Akad. Wiss. Math. nath. Kl. Abt. B, Jg. **1917**/5 (1917) 1—70.

Léger, L.: La répartition géographique de *Branchiura sowerbyi* et son rôle en économie piscicole. C. R. Acad. Sci. Paris **178** (1924) 240—241.

Lestage, J. A.: A propos de la découverte en Belgique du *Branchiura sowerbyi* Beddard (Oligochète limicole Tubificide). Ann. Soc. zool. Belg. **63** (1932) 21—25.

Malevich, I. I.: Notes on the geographical distribution of *Branchiura sowerbyi* Beddard. Arch. Mus. Zool. Moscou **4** (1937) 131—132 (Russisch).

Mann, K. H.: Occurrence of an exotic Oligochaete, *Branchiura sowerbyi* Beddard 1892, in the river Thames. Nature (Lond.) **182** (1958) 732.

Michaelsen, W.: Zur Kenntnis der Tubificiden. Arch. Naturg. **74** (1908) 129—162.

Perrier, L.: Une station rhodanienne de *Branchiura sowerbyi* Beddard. Ann. Univ. Grenoble **21** (1909) 235—242.

Remy, P.: Note sur la distribution géographique de *Branchiura sowerbyi* Beddard. Ann. Biol. lac. **15** (1927) 55—60.

Southern, R.: Contributions towards a monograph of the British and Irish Oligochaeta. Proc. Roy. Irish Acad. **27** (1909) 119—182.

Spencer, W. P.: A gilled Oligochaete, new to America, *Branchiura sowerbyi* in Buckeye Lake, Ohio J. Sci. **31** (1931) 264.

— A gilled Oligochaete, *Branchiura sowerbyi*, new to America. Trans. Amer. Micr. Soc. **51** (1932) 267—272.

Stephenson, J.: On *Branchiura sowerbyi* Beddard and on a new species of *Limnodrilus* with distinctive characters. Trans. R. Soc. Edinbourgh **48** (1912) 285—303.

— The Oligochaeta. Oxford (1930).

Ude, H.: Oligochaeta. In: F. Dahl: Tierwelt Deutschlands. 15. Teil. Jena (1935).

Department of Zoology, University, Southampton

Respiration of the commensal copepeld, *Notodophys allmani* Thorell

By

S. Krishnaswamy[1]

With 4 figures

(Eingegangen am 29. Januar 1962)

Although the taxonomy of commensal Notodelphoid copepods, has received considerable attention (Illg. 1958 for earlier literature), and the biology has been studied by Gotto (1957) little information is available on their metabolic rates. In contrast to this lack of information on the rate of oxygen uptake in commensal and parasitic species, respiration in free-living copepods has been studied by many workers including Marshall, Nicholls and Orr (1935 — earlier literature cited therein), Clarke and Bonnet (1939), Raymond and Gauld (1951), Gauld and Raymont (1953), Marshall and Orr (1955, 1958), and Conover (1956, 1959). These studies have been confined to Calanoids although Zeuthen (1947) quoted respiratory rates for a few bottom dwelling harpacticids. The rate of oxygen consumption of a parasitic copepod, *Chondracanthus zei* was studied by the writer (Krishnaswamy 1959, 1960). It was therefore felt that a study of the rate of Oxygen consumption in a commensal, *Notodelphys allmani* would be of interest.

Material and Methods

The commonesal copepod, *Notodelphys allmani* Thorell was collected from *Ascidiella aspera* taken in three areas of Southampton water: in the Docks, at Calshot and at Marchwood. The ascidians were brought to the laboratory and transferred to clean, fresh sea water. The copepods were removed from the host, two to three copepods normally being found in each ascidian, and then transferred to beakers of filtered sea water; provided the copepods were kept aerated, mortality was comparatively low. In the experiments with developmental stages, ovigerous females were isolated and kept in aerated sea water. The eggs were allowed to hatch and the resulting nauplii and copepodite stages were collected as required. It was possible to rear the nauplii upto the first copepodite stage after which death rate was very high. All attempts to rear these copepodites to adults were unsuccessful. For experiments on adult females, 10 to 20 were necessary and thus the procuring of sufficient animals presented many difficulties.

[1] Dr. S. Krishnaswamy, Zoological Research Laboratory University of Madras.

For the respiratory studies Dixon-Haldane constant pressure respirometers, arranged as suggested by DIXON (1951) were used. The respirometer flasks were immersed in a water bath, thermostatically controlled to maintain a temperature of 15 °C ± 0.1°. The manometers were shaken at a rate of 100 to 120 oscillations per minute. Shaking did not damage the animals. The side arm of the manometer, which is filled with mercury and used for correcting the pressures, is caliberated to read 0.1—0.01 c. c. However, a small scale divided into 10 divisions and attached to a hand lens permitted the reading of the manometer to 0.001 c. c. 10 to 20 animals were used in each flask with 2 c. c. of sea water. 20% KOH was used in the annulus to absorb the CO_2 liberated. It was found that KOH was required for the absorption of CO_2 although CLARKE and BONNET (1939) state that the sea water in the flask itself absorbed the CO_2 and that the use of KOH was unnecessary. RAYMONT and GAULD (1951) however also found that KOH had to be used in their experiments for the complete absorption of liberated CO_2. The period of equilibration employed was 15 minutes, tests having shown that this was sufficient. Pressures were corrected every 30 minutes and the total change at the end of 2 hours was converted into dry gas at N.T.P.

At the end of each experiment, the animals were examined under the microscope to see if any mortality had occurred. Where one or more animals were dead, the experiment was discarded. The survival rate was very high. Nevertheless animals were normally used for only one experiment, but in a few exceptional cases an animal was used a second time. The animals were also measured after each experiment a micrometer eye piece being employed. They were then „dried" on a filter paper to remove excess moisture and weighed. It was always difficult to remove all the moisture adhering to the body and appendages.

In practice, the animals were dried on filterpaper (Whatman No. 40) for a standard period of time, viz. 2 minutes. It is believed that this constant time removed excess water without introducing errors in concentrations of body fluids. After the wet weight of the copepods had been obtained, the animals were dried in an oven kept at 80 °C overnight and weighed again to constant weight to obtain the dry weight.

Availability of ovigerous females of *Notodelphys* made it possible to study the respiratory rates in the eggs, nauplii and copepodites as well as in adults. 500—1000 eggs were used in each manometer flask with 2 c. c. of sea water. The eggs were removed from the brood pouch of the copepod and kept aerated. The eggs used in the experiment however were found to have reached an advanced stage of development; the nauplius was already formed and could be clearly seen.

In the experiments with nauplii and copepodites of *Notodelphys* 200 nauplii and 100 copepodites respectively were used in each experiment. It is possible that in the experiments with nauplius stage I, a few nauplius Stage II and III might have been included accidentally. At the end of each

experiment the number of eggs or nauplii were counted. Twenty of each stage were picked at random and measured.

For the estimation of total dissolved oxygen by WINKLER's method, 25 animals were confined in a glass stoppered bottle having a volume of 30 c.c. The animals were flushed with sea water for 30 minutes and the bottle then carefully closed with the stopper. The bottle with animals was immersed in a water bath kept at 15 °C (±0.01). Sea water filled into identical bottles but without animals served as control. At the end of eight hours the amount of oxygen was determined.

Results

The rate of oxygen consumption in *Notodelphys* (at 15 °C) shows a wide variation ranging from 0.26 to 0.95 μl O_2/copepod/hour. These rates if analysed in relation to body size, show a rise in respiratory rate with an increase in body length. The length of adult females (mature and ovigerous), ranged from 4.0 to 4.5 mm. and gave a mean length of 4.2 mm. SARS (1921) gives a mean length of 4.5 mm. for the adult female. The mean of the respiratory rates for all adult females measuring from 4.0 mm. was 0.72 μl O_2/copepod/hour, for a mean body length of 4.2 mm. This value is very low when compared with the respiratory rate of a free-living copepod of a comparable size. For example, *Euchaeta norvegica* which has a body length of 5.1 mm., utilises 4.79 μl O_2/copepod/hour (RAYMONT and GAULD 1961).

The respiratory rate of adult female shows a relationship with body length (fig. 1) and varied from 0.95 μl O_2/copepod/hour in the female with a mean length of 4.5 mm, to 0.55 μl O_2/copepod/hour in animals 4.0 mm. long.

The stage V female varied in length from 3.5 to 3.75 mm. and the average O_2 consumption of the animal with a mean length of 3.6 mm. was 0.48 μl/copepod/hr. In the fourth copepodite, the body length varied from 3.0 to 3.4 mm. The respiratory rate varied from 0.25—0.32 μl O_2/copepod/hour (fig. 1).

The males used in the experiments had a mean length of 1.9 mm. and the respiratory rate was 0.05 to 0.15 μl O_2/copepod/hour. The number of experiments with males is however very small owing to the difficulty in procuring enough males. If the respiratory rate is included in the graph (fig. 1) the agreement of the expected and experimental figures suggest that the size of the male alone is probably responsible for the low respiratory rate.

The respiratory rate plotted against the body length (fig. 2) gives a linear relationship. There is thus a gradual increase in respiration with an increase in body length. If the length of the largest adult female studied i.e., 4.5 mm. is squared and taken to represent the surface area, we would get a value of 20.25 mm^2. A IVth copepodite with a length of 3.2 mm. would have a surface area of 10.25 mm^2. That is, the surface area of the

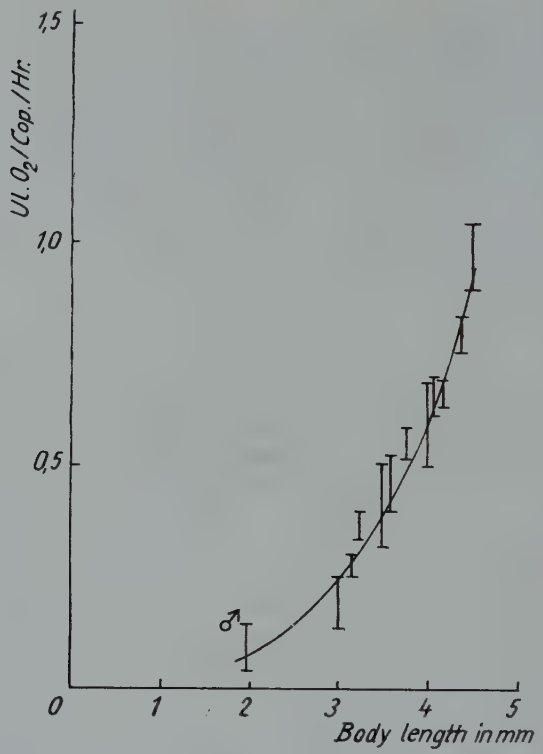


Fig. 1. The rate of Oxygen uptake of *Notodelphys allmani* Thorell in relation to body length. The results are mean of 10 experiments for each length

adult female has nearly doubled. The respiratory rate of the adult female was 0.95 μl O_2/copepod/hour and that of the IVth copepodite was 0.32. For doubling of the body surface, the respiratory rate has increased by about three times.

The respiratory rate of adult female *Notodelphys* varied from 0.51 to 3.6 μl O_2 per mg. dry weight per hour, on the basis of dry weight (fig. 3). The respiratory rate would appear to fall with an increase in body weight. The trend can be seen although it is not very clear because of the scatter.

Fall in respiratory rate with time

Marshall, Nicholls and Orr (1935), Marshall and Orr (1958) working with free-living calanoid copepods have reported a fall in respiratory rate with time. In the course of the present study, a similar fall was detected. If *Notodelphys* is allowed to respire continuously for four hours in the same flask and the respiratory rate is calculated for every hour there is a definite fall in the respiratory rate. In a typical experiment, the rate fell from an initial rate of 0.68 to 0.54 μl O_2 per copepod per hour at the end

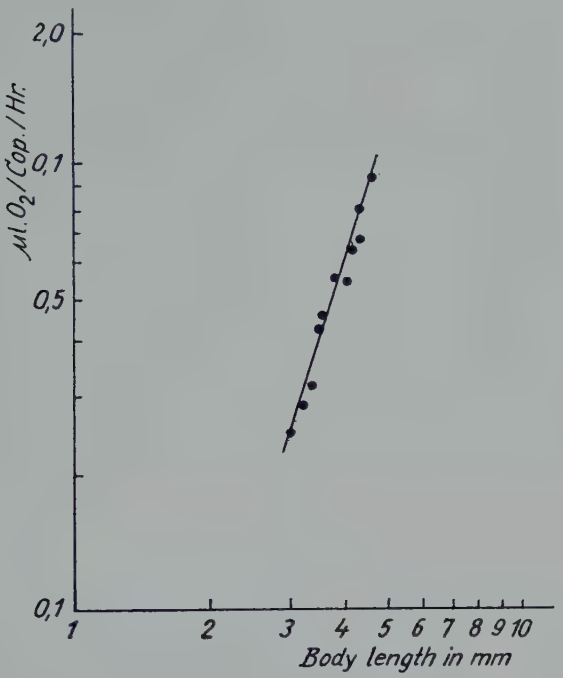


Fig. 2. The rate of oxygen consumption plotted against the body length of adult females (log-log. plot)

of four hours. The fall in the oxygen tension in the flasks in these experiments may have an influence on the respiratory rate.

Activity and respiratory rate

Many workers, especially RAYMONT and GAULD (1951) have called attention to the crowding of animals in a small volume in the flask and its possible effects on the respiration. Crowding is not without its deleterious effects, but it may increase the activity of the animal which in turn may affect the respiratory rate. Shaking the manometer may also have its effects on the respiratory rate. CLARKE and BONNETT (1939) reported that shaking damaged the animals; RAYMONT and GAULD (1951) found no such ill effects, but they suggested that shaking tended to depress the respiratory rate. In the course of the present experiment it was found that shaking did not produce any ill effects on the animals. However, *Notodelphys* is a commensal which shows very little movement in its habitat. The shaking therefore may have increased its locomoter activity which in turn may have affected the rate of O_2 uptake. This was tested by two sets of experiments. In the first experiment, the copepods were anaesthetised using 0.1% urethane and in such animals the respiratory rate fall by about 44% (0.5—0.22 μl O_2/ copepod/hour). In the second experiment the animals were enclosed in a little bag made of bolting silk so as to afford a purchase and restrict random movements. The respiratory rate fell by about 15% (0.58 to 0.49 μl O_2 per

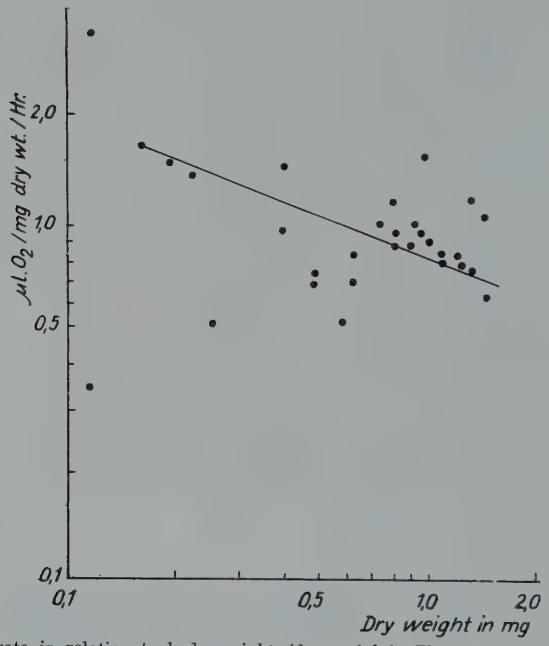


Fig. 3. Respiratory rate in relation to body weight (dry weight). There is a fall in the respiratory rate with an increase in body weight

copepod per hour). The experiments seem to indicate that the increased activity of the animal under the experimental conditions does artificially increase the respiratory rates.

Rate of oxygen consumption in developmental stages of Notodelphys

Availability of a large number of ovigerous females made it possible to obtain eggs of *Notodelphys* and then to follow the respiratory rate in

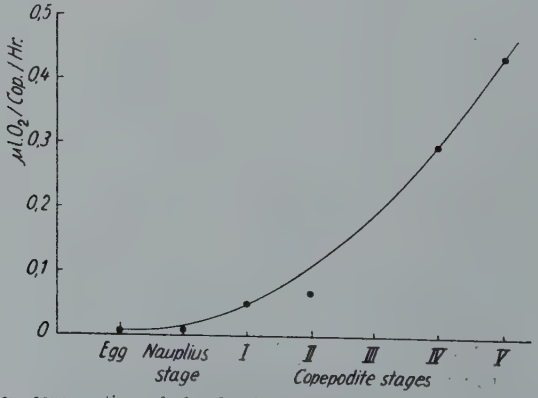


Fig. 4. Rate of oxygen consumption of the developemental stages of *Notodelphys allmani* Thorell. (Mean rates of 10—15 expts.)

the egg. Nauplius Stage I and copepodites Stage I and II. Stage IV and V copepodites were collected from the ascidians.

The egg used in the experiments, was in an advanced stage of development corresponding to what MARSHALL and ORR (1954) term in *Calanus* the "late nauplius form". The egg with a mean diameter of 0.13 mm., utilised 0.005 to 0.009 μl O_2/egg/hour. In the first nauplius stage with a mean length of 0.19 mm., the rate ranged from 0.010 to 0.012 μl O_2/Nauplius/hour (fig. 4). The first copepodite measured 1 mm. long and utilised 0.05 μl O_2/copepodite/hour. The second copepodite with a mean body length of 1.2 mm. utilised 0.07 μl O_2/copepod/hour. In the fourth copepodite, the body length varied from 3.0 to 3.4 mm. and the respiratory varied from 0.25 to 0.37 μl O_2/copepod/hour. In the VIth copepodite, with a mean length of 3.5 mm., the respiratory rate was 0.44 μl O_2/copepod/hour (fig. 4). Thus the overall respiratory rate shows a gradual increase with the development of the animal.

Discussion

The results of the experiments on the commensal copepod shows that the respiratory rate is low as compared with that of free-living forms. *Notodelphys,* with a mean body length of 4.20 mm. has a respiratory rate of 0.720 μl/hour as against *Calanus* with a mean body length of 3.1 mm. which consumes 0.851 μl O_2/hr. The respiratory rate shows an increase with activity as found in many marine invertebrates by ZEUTHEN (1947). Thus anaesthetics like urethane or merely enclosing the animal in a bag lowered the respiratory rate.

BERTALANAFFY (1957) recognised three types of metabolism in animals viz., (1) Proportionality of metabolic rate to surface; (2) proportionality to weight; (3) one intermediate between the two. In the present study, metabolic rate in *Notodelphys* appears to follow the surface rule.

Very little is known about the mechanism of respiration in copepods. KROGH (1941) mentions that in copepoda the oxygen is taken in by diffusion through the body surface. Further his calculations show that in animals larger than 1 mm. diffusion alone would not be sufficient to supply the O_2 needs. SPROSTON and HARTLEY (1941) have reviewed the various types of respiratory mechanisms in parasitic copepoda and are of the opinion that the outgrowths found in many species represent adaptations for respiration. If the respiratory rate is compared with that of a parasite such as *Chondracanthus,* it is found to be higher. This may perhaps be correlated with the habitat and habitat of the animal; *Notodelphys* lives inside the branchial basket of an ascidian, where it is exposed to a constant flow of fresh sea water. Further, it has been shown that the CO_2 content of the sea water inside the ascidian is low (FLORKIN 1950). It is not surprising therefore that *Notodelphys* has a relatively high respiratory rate.

Summary

1. The rate of oxygen uptake of *Notodelphys allmani* varies from 0.26 to 0.95 μl O_2/copepod/hour, the respiratory rate increasing with a raise in length. Compared to a free-living copepod it is very low.

2. The respiratory rate of adult female shows a relationship with body length. The respiratory rate in males is lower and it is suggested that size alone may be responsible for the lower rate.

3. There is a fall in respiratory activity with time. Activity also affects the respiratory rates.

4. The rate of oxygen uptake during developmental stages shows a steady and gradual increase with the development of the animal.

Acknowledgement

It is a pleasure to thank Prof. J. E. G. Raymont, Professor of Zoology, University, Southamption for suggesting the problem and for his guidance and help and Dr. P. R. O. Barnett for several valuable suggestions. To Mr. A. R. Hockley and Mr. L. Conway the writer is very thankful for providing the material.

References

Bertalanffy, L. von: Quantitative laws in metabolism and growth. Quart. Rev. Biol. **12** (1957) 217—234.

Clarke, G. L., and D. P. Bonnet: The influence of temperature on the survival, growth and respiration of *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull. **76** (1939) 371—383.

Conover, R. J.: Oceanography of long Island Sound. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. Bull. Bingham. Oceanogr. **15** (1936) 156—233.

— Regional and Seasonal variation in the respiratory rates of marine copepods. Limnol. Oceanogr. **4** (1959) 259—268.

Dixon, M.: Manometric methods. Cambridge (1951).

Gauld, D. T., and J. E. G. Raymont: The respiration of some planktonic Copepods. II. The effect of temperature. J. mar. biol. Ass. U. K. **37** (1953) 447—460.

Gotto, R. V.: The biology of a commensal copepod, *Ascidicola rosea* Thorell, in the ascidian *Corella parallologramma*. J. mar. biol. Ass. U. K. **36** (1957) 511—541.

Krishnaswamy, S.: Respiration in *Chondracanthus* zei de la Roche. J. mar. biol. Ass. U. K. **38** (1959) 263—265.

— Respiration in parasitic copepoda. Challenger Society, Annual Rept. p. **22** (1960).

Krogh, A.: Comparative physiology of the respiratory mechanisms. Philadelphia (1941).

Marshall, S. M., A. G. Nicholls and A. P. Orr: On the biology of *Calanus finmarchicus* VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions. J. mar. biol. Ass. U. K. **20** (1935) 1—25.

Marshall, S. M., and A. P. Orr: The biology of a marine copepod Edinburgh (1935).

— — A preliminary note on seasonal changes in respiration in copepods. Annee Biol. **33** (1957) 221—226.

— — On the biology of *Calanus finmarchious*. X. Seasonal changes in oxygen consumption. J. mar. biol. Ass. U. K. **37** (1958) 459—472.

Prosser, C. L. et al.: Comparative animal physiology. Philadelphia (1950).

Raymont, J. E. G., and D. T. Gauld: The respiration of some planktonic copepods. J. mar. biol. Ass. U. K. **29** (1951) 681—693.

Umbreit, W. W. et al.: Manometric techniques (1957).
Waterman, T. H.: *The physiology of crustacea.* Vol. 9., Academic Press **670** pp. (1960).
Zeuthen, E.: Body size and metabolic rate in the animal kingdom. C. R. Lab. Carlsberg. Ser. Chim. J. **26** (1947) 1—165.
— Oxygen uptake as related to body size in organisms. Quart. Rev. Biol. **28** (1953) 1—12.
— Comparative physiology (Respiration). Ann. Rev. Physiol. **17** (1955) 459—482.

Aus der Forschungsstelle für Limnologie der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Jena-Lobeda
(Leiter: Dozent Dr. habil. Th. Schräder)

Zur Variabilität und Synonymie von *Chydorus piger* G. O. Sars 1861 (Crustacea, Cladocera)

Von
Dietrich Flössner[1]

Mit 2 Abbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 5. Juni 1962)

Im Jahre 1937 beschrieb Meuche (1937) aus ostholsteinischen Seen eine neue *Chydorus*-Art, die durch die Zahl der Schwimmborsten an den Antennen (am Außen- und Innenast je 3 Schwimmborsten) eindeutig von den bisher bekannt gewordenen Formen der Gattung getrennt schien. Wenig später wurde dieser *Chydorus thienemanni* Meuche von Graf Geldern (1939) auch bei Pfarrkirchen im Rott-Tal, Niederbayern gefunden — von ihm allerdings als *Ch. pigroides* Lilljeborg bestimmt — und von Rammner (1940) mit Meuches Form identifiziert.

Bei ökologischen Untersuchungen der litoralen Cladocerenfauna brandenburgischer Seen fing ich im Stechlinsee mehrfach einen *Chydorus* mit ebenfalls nur 6 Schwimmborsten an den Antennen, der auch in den übrigen Merkmalen mit *thienemanni* übereinstimmte. Allerdings zeigte ein nicht unbeträchtlicher Teil der aufgefundenen Tiere eine besonders hinten deutliche wellenförmige Streifung der Schale, die von Meuche nicht erwähnt. in den Bestimmungstabellen von Keilhack (1909) und Wagler (1937) aber als trennendes Merkmal des *Chydorus piger* G. O. Sars aufgeführt wird. Doch schon Rammner (1940) weist darauf hin, daß auch die bayrischen Stücke eine stärkere Schalenskulptur als die holsteinischen besitzen: „Die Schale ist meist deutlich längsgestreift, teilweise erscheinen die Streifen wellenförmig, mitunter ist die Schale deutlich polygonal gefeldert." Er dachte aber eher an eine Ähnlichkeit mit *Ch. pigroides.* Meine Unklarheiten über die systematische Stellung des *Ch. thienemanni* steigerten sich noch mehr durch den Fund

[1] Dipl.-Biol. Dietrich Flößner, Jena-Lobeda, Alte Landstr. 3.

der Männchen. Diese stimmten außer in der Borstenzahl der Antennen völlig mit dem Männchen von *piger* überein, was bei den im männlichen Geschlecht stärker ausgebildeten artlichen Unterschieden der allermeisten Chydoriden um so bemerkenswerter ist. Herr Dr. M. Straškraba, Prag, dessen in den Beskiden gesammelte *Ch. thienemanni* Prof. Frey, Bloomington, als völlig identisch mit dem amerikanischen *piger* bezeichnete, regte mich daraufhin an, die Systematik der beiden Formen näher zu untersuchen. Brauchbare Kennzeichnungen des *Chydorus piger* haben bisher nur gegeben:

Sars 1861 (ohne Abbildung!), Stenroos 1897 (S. 64—66, fig. 17—24), Lilljeborg 1900 (S. 567—571, Tab. LXVII, fig. 26—29, und Tab. LXVIII, fig. 1—9), Scourfield 1903 (S. 445, pl. 24, fig. 11 und 12), Stingelin 1906 (S. 323—324)[2], Thiebaud 1908, Delachaux 1917 (S. 90, fig. 19—20).

In keinem der diagnostisch wichtigen Merkmale stimmen die Autoren überein. Während Lilljeborg die Ruderfühler mit 8 Schwimmborsten besetzt abbildet, zeichnen sowohl Stenroos als auch Stingelin nur 7 Borsten. Die gleiche Zahl gibt auch Sars an.[3] Delachaux jedoch geht auf dieses Merkmal überhaupt nicht ein. Eine feine Fühlborste am proximalen Vorderrand der Vorderantenne erwähnt nur Stenroos, der auch, ebenso wie Delachaux, eine zarte sekundäre Bewehrung des Postabdomens oberhalb des bewaffneten Randes bemerkt hat. Obwohl schon Stenroos und Lilljeborg der Schalenskulptur keine allzu große Bedeutung für die Kennzeichnung der Art zugemessen haben und selbst Sars nur von einer „undeutlichen" Längsstreifung spricht, haben Keilhack (1909) und später auch Wagler (1937) diesem variablen Merkmal zu viel Gewicht beigemessen.

Eine Nachprüfung dieser einander in mehreren Punkten widersprechenden Beschreibungen an Hand der Typen von Sars wie des von Lilljeborg und Keilhack gesammelten Materials von *Ch. piger*[4] ergab, daß alle untersuchten Individuen mit dem von Meuche mustergültig beschriebenen *Ch. thienemanni* vollständig übereinstimmten.

Das ziemlich umfangreiche Material, vermehrt um die aus dem Stechlinsee stammenden Exemplare, gestattete auch, auf die Variationsbreite der Körpergröße, Schalenform und Schalenskulptur einzugehen. Die an 192 ♀♀ durchgeführten Messungen und Berechnungen sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Den Mitteln der Einzelpopulationen sind die Extremwerte in Klammern beigefügt. Wie andere Arten der Gattung —*Chydorus sphaericus* (Stingelin 1897), *Ch. latus* und *Ch. gibbus* (Flössner, im Druck) —, tritt auch *Ch. piger* in einem länglich-ovalen (Abb. 1) und einem mehr kugeligen (Abb. 2) Formtyp auf. Beide sind als Endformen einer durch zahlreiche Übergänge miteinander verbundenen Variationsreihe in den einzelnen Populationen

[2] Unter dem Namen *barbatus* Brady. Die Originalbeschreibung von Brady (1868) war mir unzugänglich.

[3] Die Beschreibung von Sars (1861) ist im übrigen zu kurz, um sichere Anhaltspunkte zu geben.

[4] Für die leihweise Überlassung des Materials habe ich den Herren Førstekonservator N. Knaben, Oslo, Dr. Å. Holm, Uppsala, und Dr. H. E. Gruner, Berlin, zu danken.

unterschiedlich häufig. Die mehr länglichen Stücke überwiegen nur im Material von Sars (Spalte 1 der Tab. 1) und scheinen überhaupt recht selten zu sein, während im Ekoln, Stechlinsee und Lac Pierre Châtel die kugeligen Formen vorherrschen.

Auch die Skulptur der Schale unterliegt starken Schwankungen. Eine wellige Längsstreifung ist nicht immer deutlich ausgeprägt. Vielfach sind nur die hinteren Schalenhälften von feinen wabigen Linien durchzogen, die als

Abb. 1

Abb. 2

Abb. 1—2. *Chydorus piger* ♀. 1. Stechlinsee, 4. 10. 1961, 2. Stechlinsee, 31. 10. 1961

die schräg verlaufenden Begrenzungen polygonaler, dicht punktierter Felder erscheinen. Die länglichen Formtypen fand ich meist stärker skulpturiert als die kugeligen. Die Schalenstreifung muß als diagnostisch brauchbares Merkmal fallengelassen werden. Die Zahl der Zähne am distalen Rand des Postabdomens beträgt 7 bis 8, selten 9 oder gar 10. Eine Abgrenzung von Varietäten nach der Körpergröße, der Skulptur der Schale und der Bewaffnung des Postabdomens, wie sie Rammner (1940) vorgenommen hat, kann nach dem von mir untersuchten Material nicht durchgeführt werden.

Tab. 1. Die Variabilität der Körpergröße und Schalenform von *Chydorus piger* G. O. Sars

Herkunft des Materials	Zahl der Tiere	Länge μ	Höhe μ	Höhe der Schale in % der Länge
Sars, Fundort und -datum unbekannt	17	354 (312—439)	281 (246—378)	79,5 (73,4—86,1)
Maridalsvann	9	400 (366—420)	334 (293—398)	84,6 (80,0—94,6)
Lilljeborg, Ekoln 31. VIII. 1886	30	388 (363—435)	342 (302—412)	88,2 (81,1—94,9)
Keilhack, Dauphiné Lac Mort 19. VIII. 1908	29	409 (370—458)	353 (296—407)	86,3 (77,0—92,3)
Lac Pierre Châtel 19. VIII. 1908	28	411 (370—458)	367 (316—422)	89,2 (79,0—98,0)
Lac de Laffrey 19. VIII. 1908	31	408 (370—466)	353 (304—407)	86,5 (79,4—94,4)
Flössner, Stechlinsee Juni bis Oktober 1961	49	418 (370—488)	365 (296—414)	87,3 (80,0—96,5)

Als Ergebnis ist festzustellen:

Alle älteren Beschreibungen von *Chydorus piger* sind falsch oder ungenügend. Die erste richtige und sorgfältige Kennzeichnung der Art hat Meuche (1937) unter dem Namen *Ch. thienemanni* gegeben. *Ch. thienemanni* ist mit *Ch. piger* identisch und fällt unter die Synonymie des letzteren.

Schrifttum

Brady, G. S.: Notes on the Crustacean Fauna of english lakes. Intellectual observer **12** (1868) 416—424.

Delachaux, Th.: Cladocères de la région des lac Victoria Nyanza. Rev. Suisse Zool. **25** (1917) 77—93.

Flössner, D.: Zur Cladocerenfauna des Stechlinsegebietes. I. Über Morphologie und Variabilität einiger Formen und über Funde seltener Arten. Limnologica **1** (1962) (im Druck).

Graf Geldern, H.: Chydorus pigroides Lilljeborg in Deutschland gefunden. Intern. Rev. Hydrobiol. **39** (1939) 187—190.

Keilhack, L.: Phyllopoda. In Brauer: Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft **10** (1909) 112 S. Jena.

Lilljeborg, W.: Cladocera Sueciae. Nova Acta reg. Soc. scient. Upsal. Ser. 3 **19** (1900) 1—701.

Meuche, A.: Eine neue Cladocere aus ostholsteinischen Seen (*Chydorus thienemanni* n. sp.). Zool. Anz. **118** (1937) 13—16.

Rammner, W.: Zum Vorkommen von *Chydorus thienemanni* Meuche in Deutschland. Zool. Anz. **129** (1940) 168—170.

Sars, G. O.: Oversigt af de i Omegnen af Christiania iagtagne Crustacea Cladocera. Forhandl. i Vidensk. Selskab. i Christiania (1861) 144—157 und 250—302.
Scourfield, D. J.: Synopsis of the known species of british fresh-water Entomostraca. Journ. Queckett micr. Club 8 (1903) 431—454.
Stenroos, K. E.: Zur Kenntnis der Crustaceen-Fauna von Russisch-Karelien. Acta. soc. Fauna et Flora fenn. 11 (1897) 1—72.
Stingelin, Th.: Über jahreszeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen, nebst einigen Bemerkungen über die Fortpflanzung bei Daphniden und Lynceiden. Forschungsber. biol. Stat. Plön 5 (1897) 150—165.
— Neue Beiträge zur Kenntnis der Cladocerenfauna der Schweiz. Rev. Suisse Zool. 14 (1906) 317—387.
Thiébaud, M.: Le entomostracés de Canton de Neuchâtel. Ann. biol. lac. 3 (1908).
Wagler, E.: Klasse: Crustacea, Krebstiere. In Brohmer: Die Tierwelt Mitteleuropas. II. (1937) 224 S. Leipzig.

Aus dem Zoologischen Institut und Museum der Universität Greifswald
(Direktor: Prof. Dr. Rolf Keilbach)

Beitrag zur Kenntnis der norddeutschen Spinnenfauna (Araneae)

Von
Bodo v. Broen[1]

(Eingegangen am 19. Mai 1962)

Im Verlaufe mehrjähriger Untersuchungen über die Spinnenfauna im Raume von Greifswald ist eine Anzahl von Arten gefunden worden, deren Nachweis die Kenntnis des Verbreitungsareals und der Autökologie dieser Arten erweitert. Darüber soll hier kurz berichtet werden, während eine Darstellung der gesamten Spinnenfauna und ihres biozönotischen Gefüges im hiesigen Untersuchungsgebiet an anderer Stelle erfolgen soll.

Das Gebiet um Greifswald ist durch das Vorherrschen feuchter Edellaubwälder mit z. T. starkem Grundwassereinfluß sowie auf trockneren und sandigen diluvialen Ablagerungen durch Bestände des Stieleichen-Birkenwaldes (häufig in der pflanzensoziologisch verwandten Ausprägung des Kiefernmischwaldes) gekennzeichnet (vgl. Bochnig 1957 und 1959).

In typischen Beständen dieser Wälder wurden die Bodenspinnen der Streu 1957 und 1958 mit dem Käfersieb aufgesammelt. Nördlich von Greifswald befindet sich ein kleines Hochmoor, das Kieshofer Moor, dessen Bodenspinnenspektrum 1958 bis 1960 mit Barberfallen (Äthylenglykolfallen) erfaßt wurde. Dabei trat eine Anzahl von Arten auf, die eine mehr oder weniger ausgeprägte Bindung an Sphagnumpolster erkennen lassen. Im Hinblick

[1] Dr. Bodo von Broen, Zoologisches Institut und Museum, Universität Greifswald, Johann-Sebastian-Bach-Str. 11/12.

auf die entsprechenden Ausführungen von Casemir (1960) und Braun (1961) soll darüber hier ergänzend berichtet werden. Genauere Hinweise auf die Zeit der Aufsammlung und die angewandte Methode sind bei der kurzen autökologischen Skizzierung der Funde gegeben.

Herrn Dr. H. Wiehle (Dessau) bin ich für seine liebenswürdige Hilfe beim Einarbeiten in die Gruppen der Micryphantiden und Linyphiiden zu tiefem Dank verpflichtet. Das Belegmaterial befindet sich im Zoologischen Institut und Museum der Universität Greifswald (Coll. v. Broen).

Theridiidae

1. *Ctenium neglectum* (Cambridge) (= *Robertus neglectus* O. P. Cambridge)

Im Untersuchungsgebiet ist diese selten gefundene Art bis jetzt in drei Buchen-Stieleichen-Hainbuchenbeständen aufgetreten. Den ersten bekanntgewordenen Nachweis für Norddeutschland (Holstein) erbrachte Tischler (1958). Weitere Funde liegen aus Südwestdeutschland (Baden) vor (nach Wiehle 1937). Nach Braun (1960) fing Hüther Tiere der Art an fünf Orten in der Pfalz. Es dürfte sich bei *C. neglectum* um eine eurychrone Art handeln. Braun (1960) nennt die Monate März, Juli, September und Dezember als Fangmonate reifer Männchen. Diese Daten werden ergänzt durch die eigenen Fänge: 11. 6. 1957: 1 ♂; 13. 9. 1957: 2 ♂; 16. 11. 1957: 1 ♂; 22. 7. 1958: 1 ♂; 26. 8. 1958: 1 ♂. Reife Männchen stammen demnach bis jetzt aus den Monaten III, VI, VII, VIII, IX, XI und XII.

Auffällig erscheint die Tatsache, daß bei den eigenen Aufsammlungen bis jetzt kein einziges Weibchen erfaßt wurde. Hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche möchte ich die Art zur Gruppe der hylobiont-hemihygrophilen Spinnen stellen.

2. *Theonoë minutissima* (O. P. Cambridge 1879)

Diese sphagnobionte Theridiidae wird aus verschiedenen deutschen Mooren gemeldet. Rabeler (1931) fand das Tier im Göldenitzer Hochmoor in Mecklenburg. Casemir (1960) fand es in allen der von ihm untersuchten Moore. Die Kenntnis ihres Vorkommens im norddeutschen Raume kann nun durch Funde im Kieshofer Moor bei Greifswald ergänzt werden. Auch hier findet sich die Art in Sphagnumpolstern, die z. T. von Empetrum durchsetzt sind.

Über die Fortpflanzungszeit läßt sich noch keine sichere Aussage machen. Casemir (1960) fing ein reifes Männchen im Mai. Hier wurden zwei reife Männchen ebenfalls in der Endhälfte des Mai gefangen. Wiehle (1937) gibt als Fangzeit für reife Tiere beiderlei Geschlechts den Oktober und das Frühjahr an. Die Kleinheit der Tiere läßt die Vermutung zu, die Art könnte öfters übersehen worden sein.

Linyphiidae

1. *Bathyphantes parvulus* (Westring)

Wiehle (1956) vermutet, daß *B. parvulus* auf Norddeutschland und „überhaupt auf das nördliche Europa beschränkt" ist. Im Kieshofer Moor konnte ein größeres Material dieser Art erbeutet werden. Da die Spinne im Untersuchungsgebiet außerhalb des Moores nirgends gefunden wurde, liegt die Vermutung nahe, daß es sich um eine tyrphobionte Art handelt. Dahl beobachtete die Art im Plagefenn.

Der Vorzugsbiotop stimmt nach den bisherigen Ermittlungen mit dem von *Taranucnus setosus* (Cambridge) überein (s. u.). Jedoch strahlt *B. parvulus* auch in trockneres Gelände aus, sofern Wasser in der Nähe ist.

Die Fortpflanzungszeit liegt am Ende des Juni bis Anfang Juli. Es wurden folgende Mengen reifer Männchen und Weibchen in Barberfallen gefangen: 14.—28. 6. 1958: 13 ♂, 2 ♀; 28. 6.—14. 7. 1958: 15 ♂, 4 ♀; 14. 7. bis 12. 9. 1958: 4 ♀.

2. *Menga warburtoni* (Cambridge)

Hinsichtlich der Fundplätze dieser Art stimmen die Aussagen der einzelnen Autoren dahingehend überein, daß sie an stark sumpfigen Stellen, u. U. auf Wasserpflanzen (Iris pseudacorus L.), vorkommt (vgl. Wiehle 1956). Diese selten gefundene Baldachinspinne, von der aus Deutschland nur wenige Fundorte bekannt sind, tritt an einem sumpfigen Wassergraben im Kieshofer Moor auf. Der Grabenrand ist auch von Iris pseudacorus bestanden. Mit Barberfallen wurden in 2 Jahren 2 Männchen und 7 Weibchen gefangen (Reifemonate August und September).

3. *Mengea scopigera* (Grube)

Von dieser Schwesterart von *M. warburtoni* wurde ein einzelnes reifes Männchen am selben Ort wie die vorgenannte Art gefangen. Nach den bekannten Daten über die Reifezeit und den Biotop der beiden *Mengea*-Arten, die übereinstimmen, kann man annehmen, daß dieses Artenpaar eine weitere Ausnahme von der Gesetzmäßigkeit der „Intragenerischen Isolation", welche Tretzel klar bewies, darstellt. Sicherheit darüber könnte durch Auswertung der Funddaten eines größeren Materials erlangt werden.

4. *Taranucnus setosus* (O. P. Cambridge)

Über diese Art, welche für die deutsche Fauna neu war, hat Wiehle (1960) berichtet. Das bis jetzt vorliegende spärliche Material von 2 Männchen (Fangmonat Juni) und 6 Weibchen (je 2 in den Monaten Juni, Juli und September) stammt aus Barberfallen im Kieshofer Moor.

Bezüglich der ökologischen Ansprüche des *T. setosus* schreiben Locket-Millidge (1953): „Usually in swampy areas, but occasionally amongst heather." Das stimmt mit den hiesigen Fundstellen sehr gut überein. Die

Barberfallen standen am Rande von wassergefüllten alten Torfstichen zwischen Heidekraut und im Bereiche üppiger Sphagnumpolster. Demnach möchte ich *T. setosus* als tyrphophil bezeichnen. Er ist sicher auch noch in anderen Hochmooren im Untersuchungsgebiet anzutreffen.

5. *Bathyphantes pullatus* (Cambridge)

Diese Species ist im deutschen Raume nur an wenigen Orten gefunden worden. WIEHLE (1956, p. 272) nennt das Plagefenn als Fundort, wo DAHL die Art nachwies. Außerdem ist sie inzwischen auch in der Oberlausitz festgestellt (WIEHLE briefl. Mitt.). Hier wurde der *B. pullatus* im Röhricht eines Grabens am Stadtrande von Greifswald gesammelt (1. 2. 1959: 1 ♂, 3 ♀ adult).

6. *Agyneta ramosa* (Jackson)

WIEHLE (1956) vermutete bereits das Vorkommen der Art in Deutschland. 1960 meldete CASEMIR zwei Fundorte in unserem Gebiet (a. a. O., p. 250). Somit ist der Nachweis der Art im Kieshofer Moor bei Greifswald der dritte bekanntgewordene deutsche Fundort.

Es wurden im Juni 1958 drei adulte Männchen in Barberfallen gefangen. Die Fallen standen in einem Randgebüsch des Moores. Die Angabe von LOCKET-MILLIDGE (1953), daß die *Agyneta ramosa* im Moos sumpfiger Stellen lebt, wird durch die hiesige Fundortsituation bestätigt. LOCKET und MILLIDGE nennen als Reifezeit den Juli.

7. *Centromerus arcanus* (Cambridge)

BRAUN (1961) weist unter Bezugnahme auf PEUS (1932) auf die bei dieser Art besonders deutliche Beziehung zwischen Gebirgs- und Hochmoorfauna hin. Es steht nach den vorliegenden Befunden außer Zweifel, daß *C. arcanus* im norddeutschen Flachland auf Hochmoore beschränkt ist. Im Untersuchungsgebiet ist diese Spinne nur in Sphagnumbiotopen zu finden.

Die Reifezeit ist noch nicht klar abgrenzbar. Im Kieshofer Moor bei Greifswald sind reife Männchen im Mai gefangen worden. Das spricht gegen die von TRETZEL (1954) angenommene Winterreife der Art. WIEHLE (1956) berichtet: „Reife Männchen und Weibchen wurden in allen Monaten des Jahres angetroffen" (vgl. auch BRAUN 1961).

8. *Centromerus expertus* (Cambridge)

CASEMIR (1960, p. 250) vermutet in *C. expertus* eine sphagnobionte oder zumindest sphagnophile Spinne. Die Beschränkung auf das Vorkommen in feuchtem Moos resp. Sphagnum erscheint mir als zu streng (vgl. WIEHLE 1956, p. 69). Hier wurde *C. expertus* im Kieshofer Moor in den Wintermonaten häufig in Barberfallen gefangen. Außerdem fand ich ihn auch im Röhricht eines zugefrorenen Entwässerungsgrabens der Wiesen am Stadtrand von Greifswald (22. 2. 1958: 1 adultes ♂).

Micryphantidae

1. *Ceratinella scabrosa* (O. P. Cambridge)

Im Hinblick auf die ungenügende Kenntnis der Arealgrenzen dieser Art (vgl. WIEHLE 1960 a, p. 79) sei hier mitgeteilt, daß die *C. scabrosa* in der Bodenstreu eines Stieleichen-Birkenwaldes auch bei Greifswald auftritt. Es wurde am 1. 8. 1957 und am 24. 7. 1958 je ein reifes Weibchen aus der Bodenstreu gesiebt. Trotz intensiver Arbeit mit dem Käfersieb konnten keine weiteren Tiere gefunden werden. Da in dem betreffenden Biotop vom April bis November jeden Monat gesammelt wurde, möchte ich in *C. scabrosa* eine stenochrone Art vermuten. WIEHLE nennt als Reifezeit die Monate Mai und Juni.

Zur näheren Charakterisierung des artenreichen „Mischbiotops" (in dem Stieleichen-Birkenwald befindet sich eine Erlenbruchsenke) sollen hier auch die Begleitarten aufgezeichnet werden, die in dem Gesiebe der Streu von einem Quadratmeter auftraten.

24. 7. 1958:

Ceratinella brevis (Wider), 1♀
Maso sundevalli (Westr.), 15♀
Gongylidium rufipes Sund., 2 ♀
Diplocephalus picinus (Blckw.), 1 ♀
Agyneta conigera (Cambridge), 1 ♀
Microneta viaria (Blckw.), 2♀

2. *Wideria antica flavida* (Menge)

Für diese von WIEHLE (1960 a, p. 116/117) besprochene Subspecies sind meines Wissens bisher nur zwei Fundplätze in Deutschland bekannt. WIEHLE hat Tiere im Frühjahr aus der Streu eines Laubwaldes bei Dessau gesammelt. Hier wurden am 31. 10. 1958 ein adultes Männchen und ein Weibchen in einer Barberfalle im Sphagnum vorgefunden. Als Begleitart trat *Centromerus arcanus* (Cambr.) auf. Es sei erwähnt, daß in der gleichen Falle zu anderen Jahreszeiten *Wideria antica typica* (Wider) vorkam.

3. *Wideria dysderoides* (Wider 1834) [= *W. fugax* (Cambridge 1871)]

Die Art tritt in den Forsten der Greifswalder Umgebung in Nadelholzbeständen in der Streu vereinzelt auf. In Kiefernmischwäldern fand ich sie vergesellschaftet mit *Trachynella obtusa* (Blckw.) und *Walckenaera acuminata* Blackw. Feuchter Kiefernmischwald dürfte ihr Vorzugsbiotop sein, wie schon TRETZEL (1952) vermutete (nach BRAUN 1961). Im Untersuchungsgebiet findet man das Tier vor allem in hypnum- und sphagnumreichen Kiefern-Birken-Moorwäldern. Reife Männchen traten im September auf (16. 9. 1957).

4. *Trachynella obtusa* (Blackwall 1836)

Im Untersuchungsgebiet kommt diese Species vornehmlich in Kiefernmischwäldern vor. TRETZEL (1952) fand sie auch „häufig in nassem Sphagnum" (vgl. BRAUN 1961, p. 384). Das stimmt mit meinen Erfahrungen nicht überein. Hier vikariiert *T. obtusa* mit der Schwesterart *Trachynella nudipalpis* (Westr.) derart, daß *T. obtusa* die trockneren Biotope besiedelt. Bezeichnend ist m. E., daß *T. obtusa* im Kieshofer Moor nur einmal (1 ♂) in einem eingesprengten trockenen (!) Fichtenbestand gefangen wurde.

5. *Trachynella nudipalpis* (Westring)

Von den beiden deutschen Vertretern der Gattung wird *T. nudipalpis* als der seltenere bezeichnet. Die Fundortnotizen besagen, daß die Art starke Feuchtigkeit verlangt (s. WIEHLE 1960 a, p. 173). Im Sammelgebiet bei Greifswald ist die Art im Kieshofer Moor regelmäßig zur entsprechenden Jahreszeit (Frühjahr und Herbst) in den Äthylenglykolfallen zu finden. Ihr Vorzugsbiotop ist wahrscheinlich durch das Vorhandensein von Torfmooren charakterisiert. In Laubmischwäldern konnte ich sie niemals konstatieren. Sie vikariiert mit der Schwesterart *T. obtusa* (s. o.) deutlich in bezug auf ihre Feuchtigkeitsansprüche.

6. *Oedothorax tuberosus* (Blackwall)

WIEHLE (1960 a, p. 456) erwähnt die Vorliebe dieser Art für die Nähe von Gewässern. Auch hier wurden am Rande von wassergefüllten Torfstichen (Kieshofer Moor) zwei Exemplare von *tuberosus* in Barberfallen gefangen (ein adultes Männchen im Juli 1959). CASEMIR (1960) fing auf einem Hangmoor ebenfalls zwei Weibchen.

7. *Gongylidiellum murcidum* (Simon)

Neben einer größeren Zahl von Exemplaren der Art *Gongylidiellum latebricola* (Cambr.) fand sich in einer Barberfalle im Kieshofer Moor (28. 6. 1958) ein adultes Weibchen von *G. murcidum*. CASEMIR (1960, p. 262) bestätigt, daß *murcidum* die seltenste der drei einheimischen *Gongylidiellum*-Species ist. WIEHLE (1960 a, p. 492): „Immer besiedelt die Art Plätze mit starker Feuchtigkeit, in den Wäldern nur feuchten Detritus." Danach dürfte *G. murcidum* hygrobiont und wahrscheinlich ombrophil sein. Das hier gefundene Tier stammte aus Sphagnum.

8. *Gongylidiellum latebricola* (Cambridge)

Im hiesigen Gebiete tritt *G. latebricola* vorwiegend an Sphagnumbiotope gebunden auf, strahlt aber auch in die nähere Umgebung (z. B. in den Kiefern-Birkenwald) aus, sofern genügend Feuchtigkeit vorhanden ist. CASEMIR (1960) fand das Tier ebenfalls sehr häufig (7/46) im Sphagnum eines Hangmoores im niederrheinischen Gebiet.

Als Reifezeit kann ich in Übereinstimmung mit CASEMIR die Monate Mai, Juni und Juli nennen. Die meisten adulten Männchen (7) wurden hier im Juni gefangen.

WIEHLE (1960 a, p. 489) betont unter Hinweis auf die Erfahrungen von TRETZEL, daß sich fast nur Männchen in Äthylenglykolfallen fangen. Das ist zutreffend. Doch gelingt nach hier gemachten Erfahrungen auch der Fang von Weibchen, wenn man die Fallen tief in Moospolster einsetzt, so daß der Fallenrand von den Pflanzen überwölbt wird.

9. *Diplocephalus permixtus* (O. P. Cambridge)

Es wurde hier ein einzelnes reifes Weibchen in einer Äthylenglykolfalle im Kieshofer Moor gefangen (29. 3. 1960). Die Falle stand in einem Sphagnumpolster. Damit wird die von allen Autoren betonte Hygrophilie der Art bestätigt. Bezüglich der Autökologie dieser selten gefundenen Spinne verweise ich auf die Darstellung von BRAUN (1961, p. 382).

10. *Diplocephalus dentatus* (Tullgren)

Die Art, die von TULLGREN (1955) nach dem Weibchen benannt wurde, ist von WIEHLE (1960 a, p. 611 ...) als neu für die deutsche Fauna beschrieben worden. Ebenfalls 1960 teilt CASEMIR das Vorkommen der Art im Hülser Bruch bei Krefeld mit. Sie tritt im Kieshofer Moor bei Greifswald zur entsprechenden Jahreszeit (s. u.) regelmäßig auf. Die Tiere fangen sich in Barberfallen im Spagnum und Empetrum sowie in der feuchten Bodenstreu des Kiefern-Birkenmoorwaldes. Danach dürfte *D. dentatus* hygrophil und ombrophil sein.

Das seit 1958 angesammelte Material (18 Männchen, 3 Weibchen) läßt als Fortpflanzungszeit die Monate Mai und Juni mit einem Maximum Ende Mai erkennen. Die Männchen finden sich bis in den Juli hinein, Weibchen noch im August. CASEMIR fing drei adulte Männchen im Mai. Das Vorkommen des *D. dentatus* in weiteren Hochmooren und vielleicht auch in Bruchwäldern Norddeutschlands möchte ich als gewiß voraussetzen.

11. *Tapinocyba biscissa* (Cambridge)

Zu den Ausführungen von WIEHLE (1961, p. 181/182) können hier noch einige ergänzende Bemerkungen gemacht werden:

Die Tiere wurden aus Grassoden am Ryckfluß in Greifswald auf einer Fläche von nur wenigen Quadratmetern aufgesammelt. Die Stelle ist gegenüber der Umgebung erhöht und starker Insolation ausgesetzt. Bezeichnend für den Biotop ist das Auftreten folgender Arten: *Micaria pulicaria* (Sundev.), die am Fuße einer einzelnen Robinie eine ähnliche „Horst"-Bildung zeigt, wie sie HERZOG (1961) für Micarien erwähnt; *Hahnia nava* (Blackw.), *Centromerita bicolor* (Blackw.), *Stemonyphantes lineatus* (L), *Troxochrus scabriculus* (Westr.), *Troxochrus scabriculus cirrifrons* (Cbr.) und *Dicymbium nigrum* (Blackw.). Im Hinblick auf *Troxochrus scabriculus*, welcher nach

Wiehle (1960 a, p. 463/464) fast nur an sehr trockenen Orten vorkommt, darf man in *T. biscissa* sicher eine xerophile und bezüglich der Lichtansprüche euryphote Spinne sehen.

Als Reifezeit der Art können die Monate April und Mai angegeben werden. Es wurden bis jetzt 3 Männchen und 14 Weibchen erbeutet. Die Männchen fanden sich in Barberfallen am 15. 4. 1959 (1) und 20. 4. 1960 (2). Weibchen wurden gefangen am 22. 4. 1960, 4. 5. 1960, 5. 5. 1960, 24. 4. 1961. Es dürfte sich demnach um eine stenochrone Art handeln, zumal die Äthylenglykolfallen an der betr. Stelle das ganze Jahr über standen und in 2- bis 3wöchigem Abstand geleert wurden.

Die große Ähnlichkeit des männlichen Tasters mit dem von *Tapinocyba insecta* (L. Koch) legt den Gedanken nahe, daß *T. biscissa* häufig mit *T. insecta* konfundiert worden ist. Allerdings sind die Weibchen beider Arten infolge ihrer sehr charakteristischen Epigynen kaum zu verwechseln (s. Wiehle 1960 a, p. 523 und 526).

Schrifttum

Bochnig, E.: Forstliche Vegetations- und Standortuntersuchungen in der Universitätsforst Greifswald. Dissertation (1957) unveröffentlicht.

— Das Waldschutzgebiet Eldena bei Greifswald. Arch. d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenb. **V** (1959) 75—138.

Braun, R.: Neues zur Spinnenfauna des Rhein-Main-Gebietes und der Rheinpfalz. Jahrb. Nass. Verf. f. Naturkde. **95** (1960) 28—89. Wiesbaden.

— Zur Kenntnis der Spinnenfauna in Fichtenwäldern höherer Lagen des Harzes. Senck. biol. **42** (1961) 375—395.

Casemir, H.: Beitrag zur Kenntnis der Niederrheinischen Spinnenfauna. Decheniana **113** (1960) 239—264.

Herzog, G.: Zur Ökologie der terrestren Spinnenfauna märkischer Kiefernheiden. Entomol. Z. **71** (1961) 1—11.

Locket-Millidge: British spiders II. Ray Society, London 1953.

Peus, F.: Die Tierwelt der Moore. Berlin 1932.

Rabeler, W.: Die Fauna des Göldenitzer Hochmoores in Mecklenburg. Z. Morph. Ökol. Tiere **21** (1931) 173—315.

Tischler, W.: Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. Z. Morphol. Ökol. Tiere **47** (1958) 54—114.

Tretzel, E.: Zur Ökologie der Spinnen (*Araneae*). Autökologie der Arten im Raum von Erlangen. S. ber. phys.-med. Soz. Erlangen **75** (1952) 36—131.

— Reife- und Fortpflanzungszeit bei Spinnen. Z. Morphol. Ökol. Tiere **42** (1954) 634—691.

— Intragenerische Isolation und interspezifische Konkurrenz bei Spinnen. Z. Morphol. Ökol. Tiere **44** (1955) 43—162.

Tullgren, A.: Zur Kenntnis schwedischer Erigoniden. Ark. Zool. (2) **7**. Stockholm 1955.

Wiehle, H.: Theridiidae, in Dahl: Tierwelt Deutschlands **33**. Jena 1937.

— Linyphiidae-Baldachinspinnen, in Dahl: Tierwelt Deutschlands **44**. Jena 1956.

— Micryphantidae-Zwergspinnen, in Dahl: Tierwelt Deutschlands **47**. Jena 1960 a.

— Beiträge zur Kenntnis der deutschen Spinnenfauna... Zool. Jb. Syst. 88 (1960 b) 195—254.

— Beiträge zur Kenntnis der deutschen Spinnenfauna II. Mitt. Zool. Mus. Berlin **37** (1961) 171—188.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Zercon* C. L. Koch
Drei neue *Zercon*-Arten aus Tirol und Kärnten

Von

Franz Mihelčič[1]

Mit 3 Abbildungen

(Eingegangen am 7. Juni 1962)

Im Material aus Kärnten und Osttirol fand ich einige Exemplare der Gattung *Zercon*, die ich als zu drei neuen, selbständigen Arten gehörend

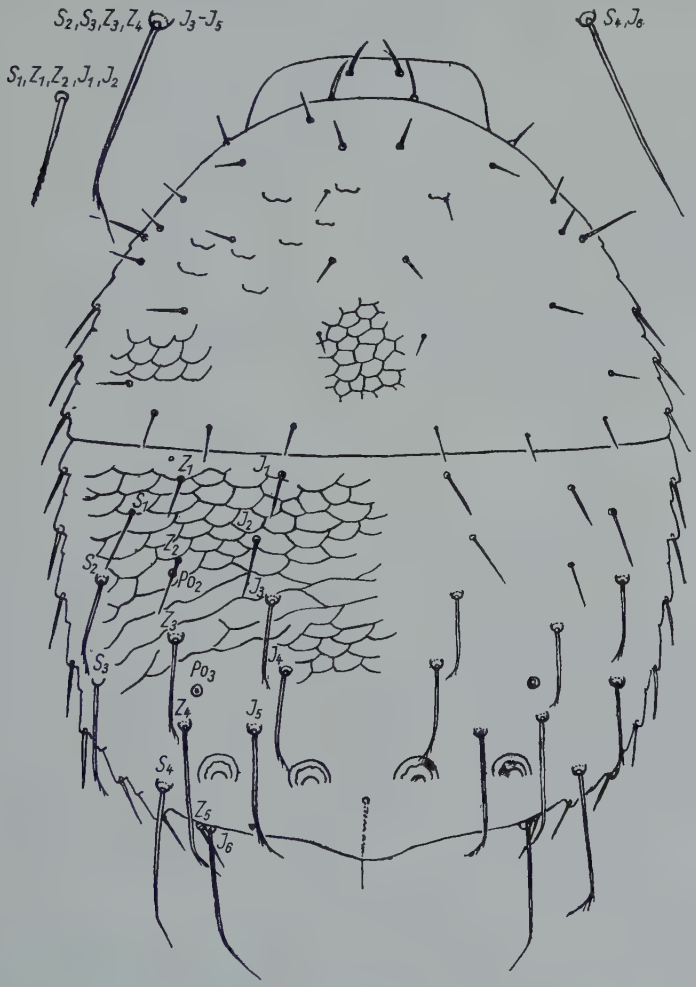


Abb. 1. *Zercon diversipilis* n. sp. a) Habitus von oben und Borsten des Notogaster

[1] Dr. Franz Mihelčič, Lienz/Osttirol (Österreich).

bestimmen konnte. Eine von diesen wurde in Kärnten, eine in Osttirol und eine in beiden Ländern festgestellt.

Ich danke dem Herrn Dr. Max Sellnick für die Durchsicht des Manuskriptes.

Zercon diversipilis n. sp. (Abb. 1)

Das mir zur Bestimmung vorgelegene Exemplar hatte eine Länge von 560 μ und eine Breite von 410 μ, ist also als breit zu bezeichnen. Die Farbe des Tieres ist ein helles Gelbbraun; die Kutikula ist kräftig sklerotisiert.

Die Pore 3 ist groß und steht etwas vor der Linie Z_3 und Z_4, ein Stück nach innen und um ihren Durchmesser von Z_4 entfernt.

Die Pore 1 ist fast dicht am Vorderrande des Notogaster und ein Stück von Z_1 nach außen gerückt. Die Pore 2 steht zwischen S_2 und Z_2, und zwar näher an Z_2 und ist um ihren Durchmesser von ihr entfernt. Die Pore 4 ist nahe an S_4 gerückt und steht um etwas mehr als um ihren Durchmesser von ihr kaudalwärts entfernt und nach innen gerückt.

Die Borsten des Notocephale: i_1, i_2, i_3 sind kräftig und länger als die übrigen dieser Reihe. Die Borsten i_3 sind einander genähert; die kürzesten Borsten sind: i_6, z_2, s_1, s_2, s_3.

Die Borsten des Notogaster: J_1 ist kurz, sie steht weiter von Z_1 entfernt als diese von S_1. Auch die Borste Z_1 ist kurz (so lang wie J_1). Die Borsten S_1 und J_2 sind zwar länger als die beiden Borsten Z_1 und J_1, jedoch sind sie merklich kürzer als die folgenden. Über die Länge, Verteilung und den Abstand einzelner Borsten voneinander gibt uns folgende Tabelle Aufschluß.

		Länge		Länge		Länge		Abstand			
Abstand	52		28		32						
	S_1	44	Z_1	28	J_1	28	S_1	36	Z_1	52	J_1
Abstand	52		56		42						
	S_2	48	Z_2	36	J_2	36					
Abstand	56		56		40						
	S_3	64	Z_3	64	J_3	48					
Abstand	56		56		40						
	S_4	108	Z_4	88	J_4	68					
Abstand			44		44						
			Z_5	48	J_5	88	Z_5	—		J_6	
Abstand			44								
					J_6	124	J_6	144		J_6	

Zur Tabelle möchte ich folgendes bemerken: Die erste Zahl bedeutet den Abstand der Borsten der 1. Querreihe vom Vorderrand des Notogaster. Die Zahlen zwischen den Bezeichnungen von Borsten in den Längsreihen bezeichnen den Abstand der gleichlautenden Borsten voneinander, die in

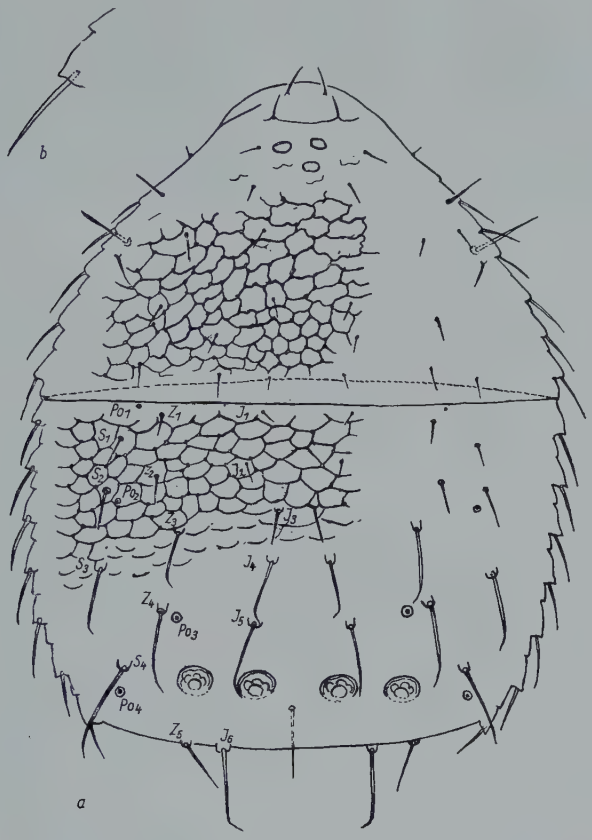


Abb. 2. *Zercon vitiosus* n. sp. a) Habitus von oben, b) Randkanten des Notogaster (Teilansicht)

den Querreihen neben den Borsten bedeuten ihre Länge. Das hier Gesagte gilt auch für die folgenden Tabellen.

Zur Lage der Borsten wäre folgendes zu bemerken: Die Borsten S_1 stehen in derselben Höhe mit den Borsten J_2. Die Borsten S_2 stehen tiefer als die Borsten Z_2. Die Borsten S_2, Z_3 und J_3 bilden eine schräge Reihe, und die Borste Z_3 steht nicht in der Längsreihe mit den Borsten Z_1, Z_2 und Z_4, sondern ist ein Stück nach innen gerückt. J_5 steht ein wenig vor dem Zwischenraum der beiden Gruben einer Seite. Z_5 steht hinter dem Außenrande der Außengrube, J_6 steht etwa hinter der Mitte der Außengrube sehr nahe an Z_5. Die Borsten Z_4 und J_5 stehen in der gleichen Höhe.

Das Ventrianale hat jederseits 2 Borsten, und die Postanalborste ist lang. Sie ragt mit ihrer halben Länge über den Hinterrand hinaus.

Die Skulptur des Notocephale ist schwach und besteht aus schütterer, schuppiger Felderung; die Schuppen hängen nicht zusammen. Im hinteren Teil des Mittelfeldes kurz vor dem Hinterrande des Notocephale ist eine aus

unregelmäßigen Maschen gebildete Skulptur. Diese Maschen sind teils vieleckig, teils rundlich und teils in der Längsachse des Tieres ausgezogen.

Die Skulptur des Notogaster besteht aus schwacher Netzzeichnung. Sie ist nirgends besonders gut sichtbar und nur im hinteren Viertel des Körperteiles nicht sichtbar. Am besten sind die Maschen an den Seiten und am Vorderrande ausgebildet. An den Seiten reichen sie etwa hinter die Pore 3.

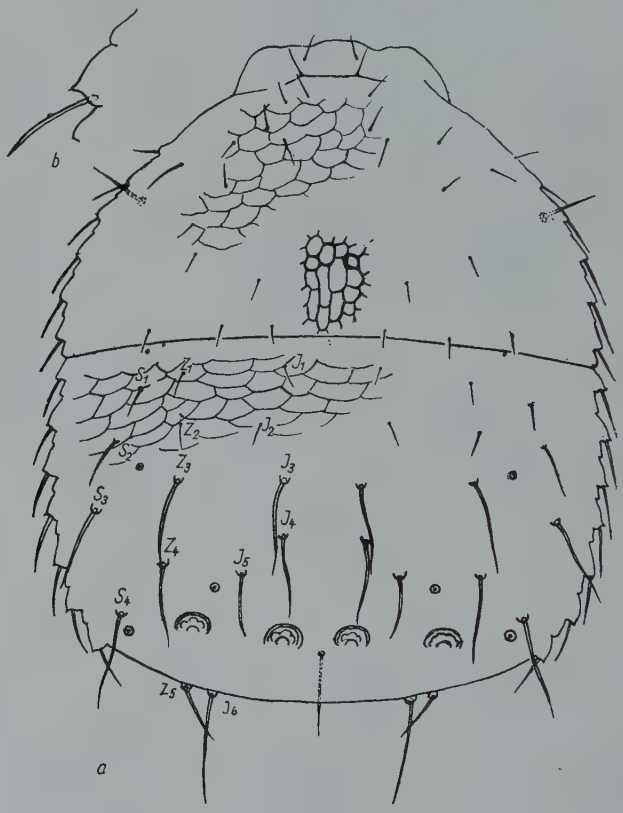


Abb. 3. *Zercon gurensis* n. sp. a) Habitus von oben, b) Randkanten des Notogaster (Teilansicht)

Sie sind im Vergleich mit denen des Mittelfeldes klein, eckig, nur am Rande gerundet. Am Vorderrande des Mittelfeldes sind sie größer in die Querachse des Körperteiles ausgezogen. Ein Drittel ist gut sichtbar, dann folgen nur kräftigere Linien. Diesen folgt Skulptur aus ziemlich regelmäßigen, eckigen, kleineren Maschen. Sie reicht etwa bis zu den Borsten J_5, dann sind noch vereinzelte Linien zu sehen. Der übrige Teil ist glatt.

Die Rückengruben sind gut ausgebildet. Es sind wenigstens $^2/_3$ jeder Grube kräftig sklerotisiert. Der letzte Teil ist verschwommen. Alle Gruben sind gleich groß und haben gleiche Abstände voneinander.

Nach der SELLNICKschen Tabelle kommen wir auf *Zercon bodensis*, mit der die neue Art in manchen Merkmalen übereinstimmt. Es sind aber folgende Unterschiede zu vermerken: Die Poren des Notogaster und insbesondere die Pore 3 liegen anders; ebenso sind die Borsten J_2 und J_5 ihrer Länge und Lage nach anders.

Die neue Art wurde in Göltschach bei Maria Rain (Kärnten) und bei St. Johann im Walde (Osttirol) in der Nadelstreu (Boden schwach feucht) festgestellt.

Zercon vitiosus n. sp. (Abb. 2)

Diese Art ist kleiner als die vorige. Das mir zur Beschreibung vorliegende Exemplar hat eine Länge von 425 μ und eine Breite von 306 μ. Die Farbe des Tieres ist gelblich-braun.

Der Umriß des Notocephale ist fast konisch. Vorn ist es schmäler, und die Seiten laufen stark schräg nach vorn. Hinter dem Kragen ist eine Querleiste, an der die Borsten i_2 stehen.

Pore 3 steht fast an der Verbindungslinie der Borsten Z_4 und J_5, und zwar nur ein wenig an Z_4 genähert. Pore 1 ist sehr klein und steht nahe am Vorderrande des Notogaster. Pore 2 steht nicht in der gleichen Höhe mit der Borste S_2 und nur ein wenig nach innen von der Borste S_2 und ein kleines Stück tiefer von ihr. Pore 4 steht hinter S_4 und um etwas mehr als um ihren Durchmesser von ihr entfernt.

Die Rückenborsten nehmen von vorn nach hinten an Größe zu. Dabei sind die Borsten Z_1 und S_1 sehr kurz (8 bzw. 10 μ). Die längsten Borsten sind J_6 und haben eine Länge von 80 μ.

Die Länge einzelner Borsten, ihr Abstand voneinander sind aus der Tabelle ersichtlich.

		Länge		Länge		Länge		Abstand		
Abstand	48		28		12					
	S_1	20	Z_1	12	J_1	8	S_1	32	Z_1	
Abstand	40		56		30					
	S_2	56	Z_2	16	J_2	10				
Abstand	52		40		32			Abstand		Abstand
	S_3	40	Z_3	32	J_3	24				
Abstand	62		36		40					
	S_4	72	Z_4	52	J_4	36				
Abstand			92		36					
			Z_5	44	J_5	40	Z_5	40	J_5	
Abstand					72					
					J_6	80			J_6	124 J_6

Aus der Tabelle erkennen wir, daß die Borsten der Außenreihe an Länge stärker zunehmen als die der Innenreihe.

Die Borsten S_1, S_2, Z_1, Z_2, J_1 und J_2 sind kurz; die beiden letzten sehr kurz, daß sie auch bei stärkerer Vergrößerung schwer zu unterscheiden sind. Die übrigen Borsten sind lang und kräftig.

Die Borsten J_3, J_4 und J_5 stehen in einer Schrägreihe. Dabei kommt die Borste J_5 fast um $\frac{1}{3}$ ihrer Länge vor den Außenrand der Innengrube zu stehen. Die Borste J_6 steht hinter dem Zwischenraum der beiden Gruben einer Seite und die Borste Z_5 hinter dem Außenrand der Außengrube und ein Stück von J_6 entfernt.

Die Skulptur des Notocephale ist sehr schwach. Vorn besteht sie aus einzelnen Linien. Es sind Reste von Netzmaschen und einigen stärker sklerotisierten elliptischen Zeichnungen. Der übrige Teil bis zum Rest des Mittelfeldes vor dem Hinterrand des Notocephale hat schwache Netzzeichnung mit hellen Punkten. Im Mittelfeld vor dem Hinterrand des Notocephale sind regelmäßige polygonale Netzmaschen.

Auch auf dem Notogaster ist die Skulptur schwach, nur an den Seiten und im Vorderteil ist sie stärker. Im letzten Drittel ist sie fast ganz verschwunden. Darüber hinaus sind die Maschen an den Seiten kleiner, aus regelmäßigeren Polygonen, als im Vorderteil und im Mittelfeld.

Die Randkanten des Notogaster sind kräftig und tragen glatte, zugespitzte Borsten, die die Ansatzstellen der folgenden Borste erreichen.

Die Rückengruben sind gut ausgebildet. Besonders $\frac{2}{3}$ der ganzen Grube sind kräftig sklerotisiert. Die Gruben einer Seite sind genähert.

Das Ventrianale besitzt 2 Borsten. Die Postanalborste ragt mit $\frac{1}{3}$ ihrer Länge über den Hinterrand hinaus.

Diese Art wurde in St. Johann im Walde bei Lienz im Bestandesabfall in einer Mauerspalte gesehen.

Nach der SELLNICKschen Tabelle kommen wir auf Nr. 43. Hier geht es aber nicht mehr weiter, denn die Unterschiede zwischen den hier abgezweigten Arten und der neuen Art sind groß. Sie betreffen die Lage der Pore 3, der Rückenborsten, ihre Länge und die Skulptur.

Zercon gurensis n. sp. (Abb. 3)

Die Länge des Tieres beträgt 510 μ und seine Breite 325 μ. Die Farbe ist gelbbraun.

Das Notocephale hat einen dreilappigen Kragen. Die Randkanten sind kräftig, ihre Ecken stark vorspringend, und besitzen lange Borsten. Diese erreichen mit ihren Spitzen die Ansatzstellen nachfolgender Borsten. Die Skulptur ist schwach netzartig, ohne helle Punkte. Die Maschen sind allgemein klein und nicht in die Länge ausgezogen. Nur im vorderen Drittel sind sie größer, verschwinden aber in der Mitte des Mittelfeldes. Im Hinterteil desselben (d. h. vor dem Hinterrand) sind sie unregelmäßig, teils länglich (in die Längsachse ausgezogen), teils polygonal. Stellenweise treten kräftig sklerotisierte, rundliche Fensterchen auf. Die Borsten sind, außer i_1, schwach.

Pore 3 steht unter der Verbindungslinie zwischen Z_4 und J_5, und zwar ein kurzes Stück an J_5 genähert. Sie ist groß und kräftig umrandet. Pore 4

steht hinter der Borste S_4, jedoch ein Stück nach innen gerückt. Pore 2 steht an der Verbindungslinie der Borsten Z_3 und S_2, sie ist an Z_3 genähert. Pore 1 steht am Vorderrande des Notogaster und ist sehr klein.

Die Skulptur des Notogaster ist sehr schwach. Es sind an den Seiten bis zu $^2/_3$ der Länge netzartige Maschen ausgebildet, ebenso im vorderen Drittel dieses Körperteiles. Kaudalwärts verschwindet jegliche Skulptur. Die Maschen an den Seiten sind gleich groß, ebenso die am Vorderrande des Notogaster. Alle sind in die Richtung der Querachse ausgezogen.

Die Borsten sind verschieden lang. Sie nehmen kaudalwärts an der Länge zu. Über ihre Länge und ihren Abstand voneinander gibt uns folgende Tabelle Aufschluß. Hier gelten die Bezeichnungen, wie sie bei den beiden vorigen Tabellen verwendet wurden.

		Länge		Länge		Länge		Abstand			
Abstand	38		32		24						
	S_1	24	Z_1	16	J_1	12	S_1	24	Z_1		
Abstand	68		40		48						
	S_2	40	Z_2	16	J_2	20					
Abstand	60		32		36						
	S_3	68	Z_3	64	J_3	60					
Abstand	56		48		32						
	S_4	72	Z_4	82	J_4	72					
Abstand			76		33						
			Z_5	40	J_5	60	Z_5	20	J_6	Abstand	
Abstand					76						
					J_6	88			J_6	136	J_6

Es ist folgendes zu bemerken: Die Borsten S_1, Z_1, Z_2, J_1 und J_2 sind alle als kurz zu bezeichnen. Alle Borsten des Notogaster aber nehmen von vorn nach hinten der Länge nach zu. Dabei ist zu bemerken, daß die Borste J_5 eine Ausnahme macht. Sie ist kürzer als die vor ihr stehende Borste J_4.

Die Borsten der Innenreihe J_3, J_4 und J_5 bilden keine Schrägreihe, jedoch ist die Borste J_5 stärker nach außen gerückt, sie steht vor dem Zwischenraum der beiden Gruben einer Seite. Die Borste J_6 steht hinter dem Innenrand der Außengrube und die Borste Z_5 nicht dicht neben ihr, etwa hinter der Mitte der Außengrube.

Das Ventrianale hat 2 Borsten, und die Postanalborste ragt mit $^1/_3$ ihrer Länge über den Hinterrand hinaus.

Die Rückengruben sind gut ausgebildet, auch der Hinterrand derselben, jedoch nicht so scharf wie der Vorderrand. Der Abstand der Innengruben voneinander ist kleiner als der der Außengruben.

Diese Art steht *Zercon triangularis* Koch nahe. Sie unterscheidet sich aber von der genannten Art durch schwächere Skulptur des Notocephale und

des Notogaster. Sie besitzt eigentlich eine netzartige Skulptur (bei der Vergleichsart ist sie schuppig). Die Borste S_2 ist bei der neuen Art länger und Z_2 kürzer als bei der Vergleichsart, wo sie doppelt so lang ist wie Z_1. Die J_1 ist bei der neuen Art die kürzeste Borste. J_3, J_4 und J_5 sind bei der neuen Art kürzer als die Z_4, bei der Vergleichsart sind sie so lang wie Z_4. Bei meiner Art steht die Pore unter der Verbindungslinie Z_4 und Z_5, bei der Vergleichsart steht sie auf dieser Linie.

Diese Art wurde in Kärnten (Göltschach bei Maria Rain) festgestellt. Die Umgebung heißt dort vulgo „Gure". Somit habe ich die neue Art danach benannt. Sie lebt in der schwach feuchten Streu der Nadelwälder.

Schrifttum

ATHIAS-HENRIOT, C.: Mésostigmates édaphiques mediterranées. Acarologia **4** (1961).
MIHELČIČ, F.: Einige neue *Zercon*arten aus Tirol. Zool. Anz. **161** (1958).
— Einige neue *Zercon*arten aus Ost- und Südtirol und Kärnten. Zool. Anz. **165** (1960).
SELLNICK, M.: Die Familie Zerconidae Berlese. Acta zoologica **3** (1958).
— Eine neue *Zercon*-Art aus Österreich. Acarologia **1** (1959).

Über skelettbildende Hydrozoen

EBERHARD STECHOW †[1,2]

Mit 7 Abbildungen

(Eingegangen am 29. Mai 1962)

Über einige neue Gruppen skelettbildender Hydrozoen und über die Verwandtschaftsbeziehungen rezenter und fossiler Formen konnte ich einst auf dem Zoologen-Kongreß in Göttingen 1921 berichten. Bisher ist lediglich eine kurze Vortragsbesprechung hierüber erschienen (STECHOW 1921). Von all diesen Formen ist nur über *Hydrocorella africana* in der Bearbeitung der Valdivia-Hydroiden (STECHOW 1925, p. 409) Ausführliches veröffentlicht worden. Für die übrigen damals behandelten seltsamen Hydractiniinen mit

---

[1] Prof. Dr. Eberhard Stechow, p. Adr. Prof. Dr. A. Kaestner, München 19, Menzinger Str. 71.

[2] Der Sohn Herrn Professor Dr. Stechows, Herr Egmund Stechow, nimmt dankenswerterweise zur Zeit eine Sichtung des umfangreichen wissenschaftlichen Nachlasses seines Vaters vor und bereitet die einzelnen Arbeiten in technischer Hinsicht so vor, daß sie den Fachleuten zur Begutachtung und eventuellen Ergänzung vorgelegt werden können. Da Herr Egmund Stechow nach Lage der Dinge die einzige Persönlichkeit ist, die diese Aufgabe entsprechend den Absichten des Dahingeschiedenen erledigen kann, ist es sehr zu begrüßen, daß das Staatssekretariat für das Hochschulwesen dem Vorhaben seine Unterstützung u. a. dahingehend gewährt, daß es auch an der Wirkungsstätte Professor Dr. Stechows, in Radebeul, gefördert werden kann. Herr Konservator Dr. W. Vervoort, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, hat in dankenswerter Weise das Manuskript in systematischer Hinsicht kritisch durchgesehen.

Abb. 1. *Hydrocorella africana* Stechow. Cap Barracouta, Süd-Afrika. Querschnitt durch eines der großen Hörner; Hydranthen und Gonophoren in den Längsrinnen

Kalkskeletten jedoch können, wegen mannigfacher einschneidender Hindernisse, erst jetzt Text und Zeichnungen vorgelegt werden. Auch sei auf einige neue Gedanken zur Systematik und zu den Verwandtschaftsbeziehungen hingewiesen. Man vergleiche die Angaben für:

Halerella halecii (Hickson u. Gravely 1907).

Stylactis halecii Hickson u. Gravely 1907, S. 8, Taf. 1, fig. 5—6. Taf. 4, fig. 33; Kramp 1932, S. 7.

Halerella halecii, Stechow 1925, S. 401; Iwasa 1934, S. 262. 268, fig. 15, 16.

Wegen des gänzlichen Mangels einer Verjüngung des Hydranthen gegen die Hydrorhiza zu ist diese Spezies wohl besser zu *Halerella* zu stellen.

Halorhiza nov. gen.

1921 wurde für *Hydractinia dendritica* Hickson und Gravely (1907) von mir (1921 a, S. 252) das neue Genus *Hydronema* aufgestellt.

Nun ist dieser Name durch *Hydronema* A. V. Martynow 1914 für eine Trichoptere, Fam. *Hydropsychidae*, bereits präoccupiert (Martynow 1914, S. 126). Den Hydroiden-Genusnamen *Hydronema* ersetze ich daher durch *Halorhiza* nov. gen. Die beiden Spezies heißen also: *Halorhiza dendritica*

(Hickson u. Gravely 1907, typus) und *Halorhiza angusta* (Hartlaub 1904), falls diese beiden nicht überhaupt identisch sind (vgl. Totton 1930, S. 138).

Hydrocorella Stechow 1921

Hydrocorella Stechow (1921, S. 30). *Hydroconophora* Gregory (1931, S. 477). Kolonie kriechend, enkrustierend. Periderm fehlt. Polymorphismus vorhanden: Freßpolypen, Nematozoide und Stacheln. Tentakel fadenförmig,

Abb. 2. *Hydrocorella africana* Stechow. Cap Barracouta, Süd-Afrika. Seitenansicht einer Kolonie in der Nähe der Mündungsöffnung einer Gastropoden-Schale. Freßpolypen, Blastostyle, Dactylozooide und Stacheln

in 1 Wirtel. Skelett kalkig, aus kleinen Stacheln und großen säulenförmigen Hörnern bestehend. Sporosacs. Typus: *Hydrocorella africana* Stechow 1921. Die fossile *Hydroconophora* Gregory 1931, aus der Kreide Englands, dürfte mit *Hydrocorella* synonym sein.

Hydrocorella africana Stechow 1921

Hydrocorella africana Stechow 1921, S. 30; Stechow 1923, S. 98, 99; Stechow 1923 a, S. 70; Stechow 1925, S. 409—411; Millard 1957, S. 183. Fundorte (über die zahlreichen Fundorte des Valdivia-Materials s. Stechow 1925, S. 409, 410): Cap Barracouta, Süd-Afrika, 21° 15′ O. L., 15 km von der Küste entfernt, 70 m tief. Auf Schneckenschalen mit darin befindlichen Paguriden *Diogenes extricatus* Stebbing. In voller Fortpflanzung am 27. April 1912. Sammlung H. Skoog.

Die systematische Wichtigkeit dieser Form besteht darin, daß sie den Anschluß der bisher abseitsstehenden Stylasteridae an die Hydractiniinae und an die athecaten Hydroiden vermittelt. Stellt man sich nämlich vor, daß bei einer Spezies, ähnlich der vorliegenden, zunächst die an der Hydrorhiza sitzenden Sporosacs von dem ausgeschiedenen Kalk überwuchert werden und in die Tiefe sinken, so haben wir etwa eine *Janaria* vor uns. Versinken bei

noch stärkerer Ausscheidung des Kalkes auch noch die Spiralzooide (Dactylozooide), die ja schon hier in rinnenförmigen Gruben sitzen, und die Freßpolypen in dem mächtigen Skelett, so haben wir eine Stylasteride. Die *Hydractinia*-Stacheln, die hier wie auch bei anderen Arten (z. B. *Hydrissa sodalis*, s. STECHOW 1909, S. 21, Taf. 1, fig. 1—8, Taf. 4, fig. 1—6) an ihren Seiten von den Hydranthen besetzt sind, werden dabei vielleicht zum

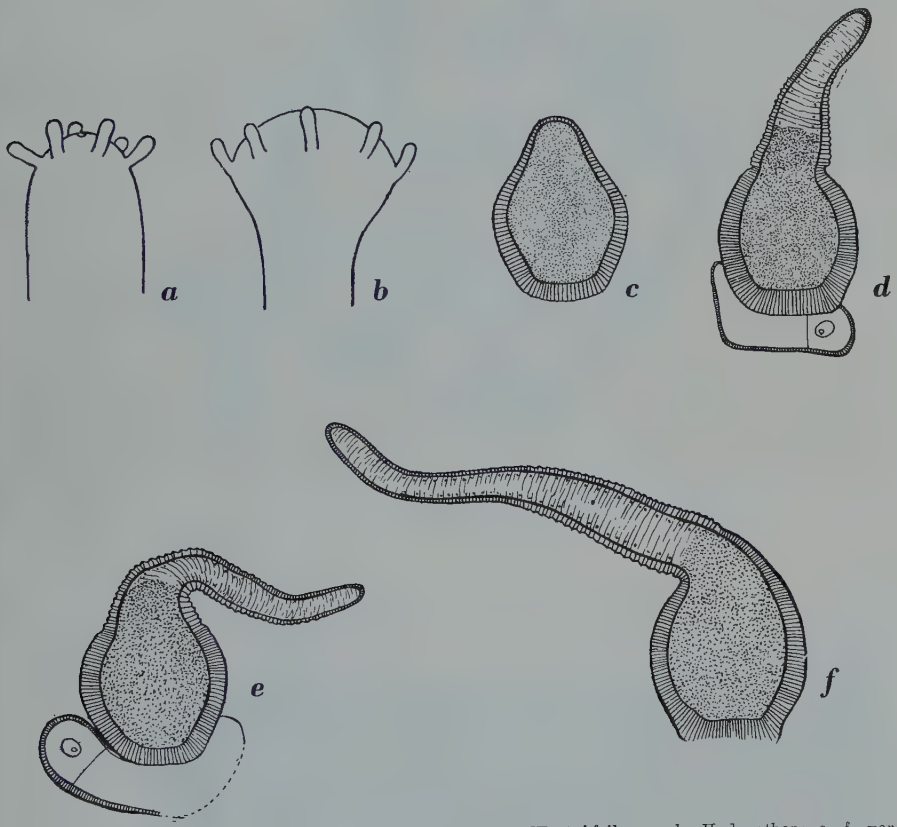


Abb 3. *Polyhydra spinifera* nov. spec. Addah, Goldküste, West-Afrika, a, b, Hydranthen; c—f, verschiedene Formen der „Tentakel"-förmigen Gebilde

Stylus. Die Styli der Stylasteriden, deren Entstehung bisher noch kaum geklärt ist, würden also die in die Tiefe gesunkenen *Hydractinia*-Stacheln sein. Daß der Stylus bei manchen Stylasteriden-Genera fehlt, wäre kein Gegenbeweis, denn es gibt ja auch verschiedene stachellose *Hydractinia*-Arten, z. B. *Podocoryne inermis* Allman 1876 und *Podocoryne anechinata* Ritchie 1907.

Nimmt man die Hydractiniinen als Ausgangspunkt der Stylasteriden an, so sind hier jedenfalls Polymorphismen, Stacheln und (wie die vorliegende Form beweist) auch Kalkabsonderungen vorhanden, die bereits bis zum Aufbau großer aufrechter Skeletteile vorgeschritten sind. Es dürfte daher wohl richtig sein, die Stylasteriden nicht mehr als Ordnung anzuerkennen, sondern

sie als einfache Familie Stylasteridae den athecaten Hydroiden zuzurechnen und sie hier den Hydractiniinen anzuschließen.

Polyhydra spinifera nov. spec.

Hydractinia calcarea Carter 1877, S. 50, Taf. 8, fig. 4—6; Carter 1878, S. 300; Steinmann 1878, S. 110, Taf. 12, fig. 4—7; Steinmann 1893, S. 487, Textfig. 5, Taf. 3, fig. 3.

Fundort: Addah, Goldküste, West-Afrika, 10 m tief, Sandgrund. 15. September 1888. Auf 5 Gastropoden-Schalen, und zwar auf *Nassa tritoniformis* (Kiener), *Turritella ungulina* var. *nivea* Reeve, *Natica* sp. und *Pleurotoma* oder *Pisania* sp. Drei davon waren von dem Paguriden *Diogenes pugilator* var. *cristata* (H. Milne Edwards) bewohnt.

Fundort von *Hydractinia calcarea* Carter: Cap Palmas, Guinea-Küste, West-Afrika.

Skelett: Nahe dem Mündungsrande der Schneckenschalen befinden sich 1 oder 2 kurze, stumpfe Hörner. Dieselben sind nur 1 bis 2 mm hoch und an der Basis etwa ebenso breit. Das größte ist 4 mm hoch und an der Basis 3 mm breit. Die Anzahl und Größe der Hörner ist also im Gegensatz zu *Hydrocorella africana* gering und das Ganze keineswegs *Kerunia*-ähnlich. Der übrige Teil der Kolonie ist krustenartig und überzieht nur einen Bruchteil der Schneckenschale, an vorliegendem Material ein Zehntel bis zu einem Drittel derselben. Diese ganze Kruste sowie die beiden Hörner sind mit einer großen Anzahl dichtstehender, in der Mitte 0,4 mm, am Rande der krusten-

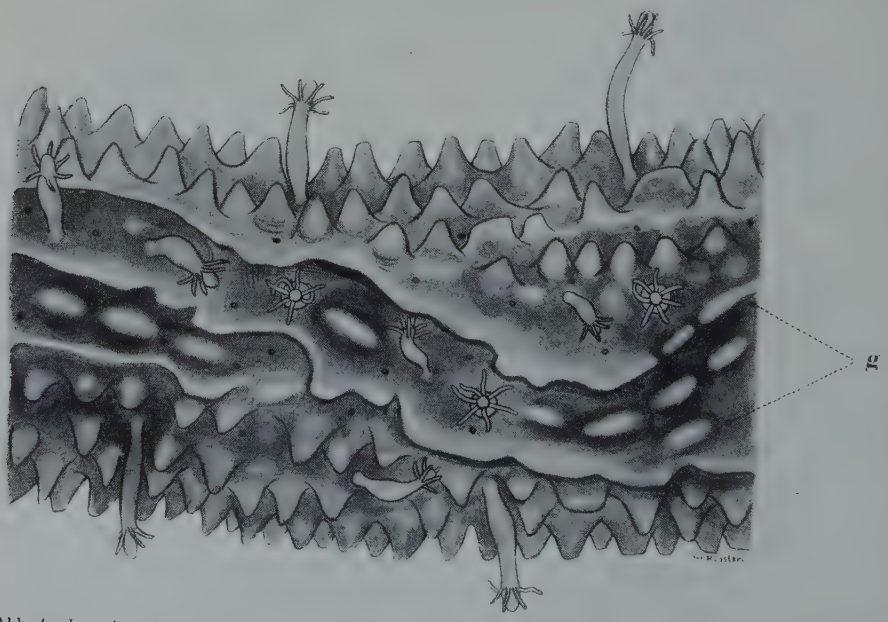


Abb. 4. *Janaria mirabilis* Stechow. Californien, kleines Exemplar. Oberfläche von einem der Seitenhörner, mit den in Längsrichtung verlaufenden Krausen und Stacheln und mit einigen Freßpolypen. g Öffnungen der Gonophoren-Ausführgänge

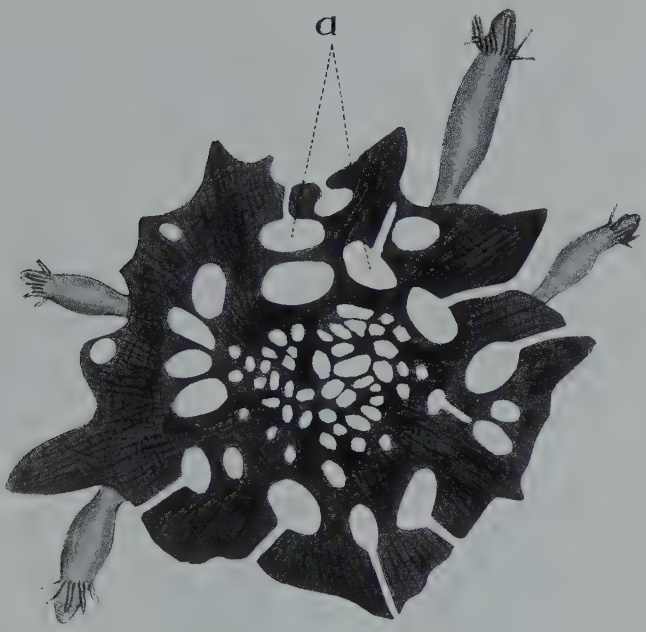


Abb. 5. *Janaria mirabilis* Stechow 1921. Californien, kleines Exemplar. Querschnitt eines Horns.
a Ampullen mit ihrem Ausführgang

förmigen Ausbreitung jedoch nur 0,1 mm hoher, oft seitlich etwas zusammengedrückter Stacheln bedeckt, die eine deutliche reihenförmige Anordnung zeigen, in Größe und Gestalt den Stacheln von *Hydrocorella africana* ähneln, im Gegensatz dazu jedoch dichter stehen. Die Hörner sind also an ihren Seiten mit einzelnen Stacheln bedeckt, von denen wohl hier und da einmal zwei zusammenwachsen mögen, die aber nicht förmliche Längslamellen an den Seiten der Hörner bilden, wie dies bei *Hydrocorella africana* der Fall ist, und wie es auch für *Hydractinia calcarea* Carter angegeben wird. Demnach fehlen hier auch die vielen feinen Dornen, Widerhaken und Querrippen, die STEINMANN (1878, Taf. 12, fig. 6) von *Hydractinia calcarea* abbildet. Hörner, Stacheln und Skelett sind kalkig. Zwischen den Stacheln befinden sich trichterförmige, weit offene Gruben. Echte Zooidröhren fehlen.

Trophosom: Die Freßpolypen sind sehr klein, kurz und von gedrungener Gestalt, 0,4 mm lang und 0,27 mm breit, und demnach viel kürzer als die lang-zylindrischen Hydranthen von *Hydrocorella africana*. Sie sind in ganzer Länge gleich dick und wachsen einzeln oder gruppenweise in den tiefen Gruben zwischen den dichtstehenden Stacheln. Sie besitzen 5 bis 7 kurze, fadenförmige, untereinander gleich lange Tentakel, die in 1 Wirtel angeordnet sind. Die Länge der Tentakel beträgt nur 0,08 mm. An ihrem Ende zeigen die Tentakel manchmal eine ganz leichte Anschwellung (Abb. 3 a, b), etwa so.

wie bei *Bimeria corynopsis* Vanhöffen 1910. Das Hypostom ist domförmig. Im Gegensatz zu den Anthozoen ist kein Schlundrohr vorhanden. Das Ektoderm ist dünn. Das Entoderm ist dick und springt mit etwa 8 großen Zotten in den Magenraum vor. Der Magen ist daher im Querschnitt sternförmig, wie z. B. bei *Hydrocoryne miurensis* Stechow (1909, Taf. 5. fig. 3). Spiralzooide nicht beobachtet.

Verstreut zwischen den Freßpolypen in den tiefen Gruben zwischen den Stacheln finden sich zahlreiche eigentümliche Gebilde, deren Natur sich an dem vorliegenden Material einwandfrei klarstellen ließ, und die ich daher nur beschreiben will. Möglicherweise sind es Fortpflanzungsstadien. In einer polsterartigen unteren Schicht ist ein runder, einem Hydroidenei gleichender Körper mit Nucleus und Nucleolus erkennbar. Auf dieser Unterschicht wächst ein großes länglich-eiförmiges Gebilde, 0,25 mm lang und 0,20 mm breit, den spitzen Pol nach oben gerichtet. Es besteht aus zwei Komponenten, einem hohen ektodermalen Zylinderepithel außen und einer feinkörnigen Masse innen, die wie Sperma aussieht. Da ein Spadix fehlt, ist es kein Sporosac (Abb. 3 c). Man könnte es vielleicht für eine festgesetzte Planula halten. An anderen Stadien ist der distale spitze Pol zu einem mehr oder minder langen Tentakel verlängert, der außerdem fast im rechten Winkel umgebogen ist. Das eiförmige Gebilde selbst behält dabei dieselbe Größe wie in den einfachen Stadien ohne den Tentakel. Das Ganze sieht nun retortenförmig aus (Abb. 3 d. e, f). Der „Tentakel" ist dick, fleischig, steif, an seiner Basis 0,08 mm dick, nahe seinem distalen Ende noch immer 0,05 mm dick. In bezug auf seine Länge finden sich alle Stadien von 0 bis zu 0,8 mm, also bis zu der 3,5fachen Länge des eiförmigen Gebildes. Die Kolonie gewährt so unter der Lupe einen eigentümlichen Anblick mit diesen eiförmigen Körpern und den von ihnen steif und schräg aufragenden Einzeltentakeln. Im Gegensatz zu dem eiförmigen Gebilde ist das Ektoderm der „Tentakel" niedrig. Das Innere der „Tentakel" erscheint nicht hohl, sondern von Entoderm ganz erfüllt. Die Deutung dieser Gebilde als Planulae scheint vorläufig noch das Nächstliegende zu sein.

Die systematische Stellung dieser Form dürfte in der Nähe der Hydractiniinen sein. Von *Hydrocorella* möchte ich freilich *Polyhydra* nov. gen., typus *Polyhydra spinifera* nov. spec. wegen der eigentümlichen eiförmigen Körper trennen. An Anthozoen wird man aber trotz des Skeletts und trotz der hohen Entodermzotten, die Anthozoen-Septen entfernt ähneln, kaum denken können, da kein Schlundrohr vorhanden ist, die Hydranthen relativ klein sind und außerdem nur eine geringe Anzahl zudem ungefiederter Tentakel an den Freßpolypen vorhanden ist. Darüber hinaus ließen sich echte Septen mit Muskelfahnen und Mesenterialfilamenten im Entoderm nicht erkennen.

Die niedrigen Hörner, die reihenförmige Anordnung der Stacheln sowie der westafrikanische Fundort lassen es als möglich erscheinen, daß hier vielleicht Carters *Hydractinia calcarea* wiedergefunden wurde, von der bisher nur das Skelett bekannt war.

Janaria Stechow 1921

Jamira Stechow 1921, S. 29: Das Skelett ist kalkig, die Oberfläche ist mit kalkigen, krausenförmigen, mäandrischen Scheidewänden bedeckt. Die Freßpolypen sind klein und sitzen in weit offenen (nicht besonders tiefen) Gruben zwischen diesen Scheidewänden. Die fadenförmigen Tentakel sind in einem Wirtel angeordnet. Das Hypostom ist konisch. Die Hydranthen ähneln denen von *Hydractinia*. Die bisher bekannte Form ist enkrustierend. Nematophoren sind vorhanden.

Die Gonophoren (?) befinden sich unter der Oberfläche, in eiförmigen, hornig ausgekleideten Hohlräumen im Innern des Kalkskeletts. Die Hohlräume münden durch einen engen Gang nach außen (Fortpflanzung anscheinend durch Sporosacs und Planulae).

Diese Gattung schließt sich einerseits eng an *Hydrocorella* an, andererseits bildet sie anscheinend den Übergang zu den primitiven Stylasteriden, die dadurch mit den Hydractinien enge Fühlung gewinnen. Sie dürfte daher als Typus einer besonderen Familie, Janariidae Stechow 1921, anzusehen

Abb. 6. *Janaria mirabilis* Stechow 1921. Californien, kleines Exemplar. Längsschnitt eines Horns

sein, die den Übergang zwischen Hydractiniinen und Stylasteriden bildet. In die gleiche Familie gehört vielleicht auch die pliocäne *Cyclactinia* Vinassa de Regny 1899, der indessen die mäandrischen Krausen und Scheidewände an der Oberfläche fehlen und die auch im allgemeinen nicht die charakteristische *Kerunia*-ähnliche Wuchsform von *Janaria* besitzt.

Janaria mirabilis Stechow 1921

Cyclactinia sp. Douvillé 1908, S. 14—17, Taf. 1, fig. 1 a, 1 b, 2 a, 2 b; *Hydractinia calcarea* Fraas 1911, S. (73) ff., Textfig. 2—5; *H. c.* Abel 1912, S. 88, Textfig. 37 a und 37 b; (ohne Namen) Doflein 1914, S. 350, Textfig. 302 C; Hydractinie Abel 1920, S. 72, fig. 78; Hydrozoe Dacqué 1921, S. 471, Taf. A (rechte Figur) und C; *Janaria mirabilis* Stechow 1921, S. 29 bis 30; Stechow 1923, S. 99—102; Kühn 1926, S. 419.

Fundort: Südspitze der Halbinsel Californien. 7 m und 55 m tief. Auf sandigem Grund. Beide Exemplare bewohnt von *Pagurus varians* (Benedict). Bisheriger Fundort: Fidschi-Inseln (Fraas 1911).

Es liegen 2 Exemplare vor, ein großes und ein kleines, dieses teilweise mit Weichkörper. Das große Exemplar ist folgendermaßen beschaffen: Im innersten Kern befindet sich ein kleines Schneckengehäuse, von dessen Mündungsteil an die Wandung der vom *Pagurus* bewohnten Höhlung durch die Hydrozoe selbst, nicht durch die Schneckenschale, gebildet wird. Der *Pagurus* kommt also mit der Hydrozoe in direkte Berührung. Die linke Schere des *Pagurus* ist in Anpassung an diese Lebensgemeinschaft zu einem Operculum umgebildet.

Die Abbildungen von Douvillé (1908, Taf. 1) geben eine ausreichende Vorstellung vom Skelett und vom Gesamtaussehen. Eine mittlere Crista, bestehend aus sechs 12 bis 20 mm langen Hörnern, außerdem zwei ebensolche seitliche etwas größere 20 und 30 mm lange Hörner, die erst seitlich und dann nach oben gebogen sind. Die Spannweite des Ganzen beträgt, gemessen zwischen den äußersten Spitzen der seitlichen Hörner, 42 mm. An einem der seitlichen Hörner befindet sich ein kurzes 2 mm langes Nebenhorn. Die Unterseite ist flach und ohne Hörner. Die äußere Gestalt ist demnach vollkommen *Kerunia*-ähnlich.

Die ganze Oberfläche sowie die Hörner und die Unterseite sind von feinen mäandrischen, vielfach unterbrochenen, nur 0,4 bis 0,6 mm hohen Krausen (richtiger vielleicht: kurzen flachen Scheidewänden oder seitlich zusammengedrückten Stacheln) bedeckt, die äußerlich an die Stylasteriden *Spinipora* und *Lepidopora* (= *Labiapora*) erinnern. Das Ganze, einschließlich dieser feinen Krausen, ist sehr hart und fest, keineswegs zerbrechlich, rein kalkig und durch Salzsäure unter Blasenentwicklung auflösbar (mit Ausnahme der dünnen Peridermteile im Innern [s. u.]).

Außer diesen Krausen und den großen Hörnern kommen andere Hartgebilde, etwa runde Stacheln, wie die der Hydractinien, nicht vor. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied im Vergleich mit den Hydractinien und den *Hydrocorella*-Arten.

Die Hörner besitzen einen weitmaschigen spongiösen Kern. Dieser ist von einer mantelförmigen Schicht umgeben, die eine große Menge eiförmiger, hornig ausgekleideter Hohlräume mit engem hornigen Ausführgang enthält (Gonophoren?, s. u.), jedoch keine Zooidröhren besitzt. Die Skelettmasse selbst läßt ein feines Aderwerk, jedoch keine konzentrische Schichtung erken-

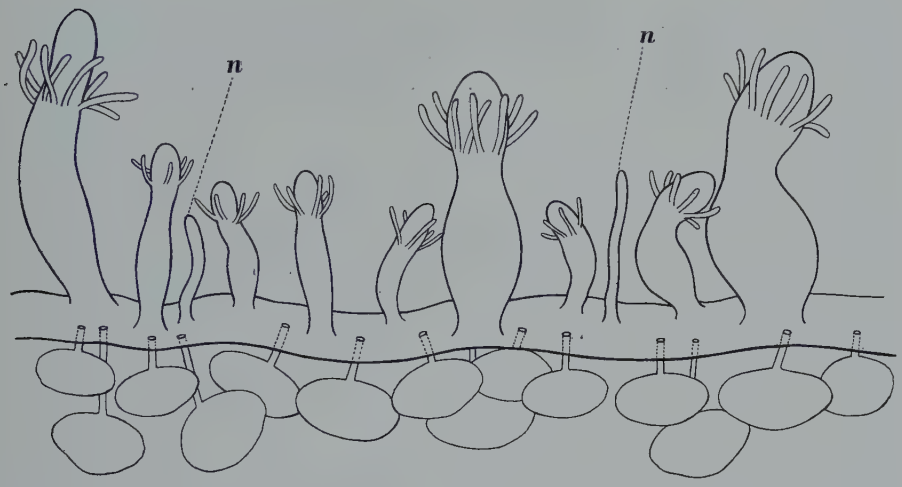


Abb. 7. *Janaria mirabilis* Stechow 1921, Californien, kleines Exemplar. Völlig entkalktes Fragment in Seitenansicht. Unter der Oberfläche Ampullen mit ihren Ausführgängen. n Nematophoren

nen, wie sie nach VINASSA DE REGNY (1899) bei *Cyclactinia* vorkommen soll. An diesem Stück ist kein Weichkörper erhalten.

Das kleine Exemplar ist folgendermaßen beschaffen: Neben Übereinstimmungen mit dem großen Exemplar ergeben sich eine Anzahl Unterschiede: Die mittlere Crista besteht nur aus drei sehr viel dünneren 11, 10 und 7 mm langen Hörnern. Das vorderste (in der Schreitrichtung des *Pagurus*) ist das kleinste, das hinterste das größte. Darüber hinaus finden sich zwei seitliche je 13 mm lange Hörner, die mit den letzten 3 mm ihrer Länge nach hinten gebogen sind. Die Spannweite, gemessen zwischen den äußersten Spitzen der seitlichen Hörner, beträgt 32 mm. Die Unterseite ist glatt und flach. Auch hier ist demnach also die äußere Gestalt vollkommen *Keruniа*-ähnlich. Die ganze Oberfläche und besonders die Hörner sind auch hier von den gleichen mäandrischen Krausen und Scheidewänden bedeckt. In den trichterförmigen Vertiefungen zwischen diesen Krausen (in denen man „Styli" nach Art der Stylasteriden vergeblich sucht) finden sich nun an diesem Exemplar die Polypen, und zwar sowohl an dem eigentlichen Hauptkörper des Stückes, als auch ganz besonders an sämtlichen Hörnern bis an die äußersten Spitzen hinauf. Wenig Polypen sind jedoch auf der durch die Bewegung stark abgeriebenen Unterseite vorhanden. Die Hydranthen sind durchaus *Hydractinia*-ähnlich, mit 6 bis 11 ziemlich kurzen, fadenförmigen Tentakeln, die in 1 Wirtel angeordnet sind. Im Innern der Tentakel ist ein einreihiger Entoderm-Zellstrang zu erkennen. Die Körperwand der Freßpolypen besteht aus einem dünnen Ektoderm, einer dünnen Stützlamelle und einem dickeren zottenförmigen Entoderm. Das Hypostom ist dom- oder kuppelförmig. Die Hydranthen sind im ausgestreckten Zustande bis 1,1 mm lang und 0,16 mm dick. Im kontrahierten Zustande sind sie dagegen nur 0,4 mm lang. Ihr Körper ist spindelförmig. Die Gruben zwischen den Krausen, in denen

sie wachsen, setzen sich nicht als Zooidröhren ins Innere des Skelettes fort. Die Nematophoren oder Daktylozooide sind zwischen den Freßpolypen verstreut und nur halb so lang wie diese. Sie sind tentakellos und von peitschenförmiger Gestalt und sitzen an den Hörnern, jedoch nicht um die Öffnung herum, in der der *Pagurus* steckt. Das Coenosark überzieht als gleichmäßiges, homogenes Polster die Gruben der Polypen und die krausenförmigen Scheidewände. Es finden sich sehr zahlreiche eiförmige Hohlräume (anscheinend Gonophoren) im Skelett, dicht unter der Oberfläche. Diese sind bis 0,30 mm lang, 0,15 mm breit, wobei ihre Längsachse zur Oberfläche parallel verläuft. Von der Breitseite dieser eiförmigen Hohlräume führen enge Gänge geradlinig zur Oberfläche. Sie sind von verschiedener Länge, meist jedoch entsprechen sie nur der Länge eines solchen Hohlraumes, wobei sie stets in ihrer ganzen Länge von gleicher Weite sind, nämlich nur 0,03 bis 0,04 mm, ohne ein hervorstehendes Mündungsrohr zu besitzen. Die Mündungen an der Oberfläche sind mit der Lupe in Form zahlloser feiner Poren erkennbar. Diese eiförmigen Hohlräume und ihre Ausführgänge werden von einem dünnen hornigen Periderm völlig ausgekleidet. An den Polypen selbst oder an ihrer Basis wurden keinerlei Spuren von Gonophoren gefunden.

Angesichts dieser ganzen Organisation möchte ich annehmen, daß wir in dieser Form ein Übergangsstadium zwischen Hydractiniinen und Stylasteriden zu erblicken haben. Zooidröhren für die Freßpolypen sind noch nicht vorhanden, sondern erst trichterförmige Gruben. Dagegen sind die an der Hydrorhiza sessilen Gonophoren bereits durch die mächtige Kalkentwicklung von Kalk umwachsen und in die Tiefe gesunken. Es sei darauf hingewiesen, daß bei den höchststehenden Hydractiniinen die Gonophoren auch nicht mehr an den Hydranthen sitzen (*Oorhiza, Hydrissa, Hydrocorella*), sondern an die Hydrorhiza hinabgewandert sind. Die kurzen Tentakel der Freßpolypen erinnern ebenfalls an die kurztentakeligen oder ganz tentakellosen Gastrozooide der Stylasteriden.

Diese Art ist somit unzweifelhaft ein echter athecater Hydroid. Da sie die Stylasteriden eng an die Athecaten, besonders an die Hydractiniinen anschließt, dürfte es von jetzt an kaum mehr möglich sein, die Stylasteriden von den athecaten Hydroidpolypen auszuschließen, wie es bisher noch manche Autoren getan haben.

Es ist klar, daß eine solche Form fossil erhaltungsfähig ist, und zwar bei deren großer Härte auch die mäandrischen Krausen und Scheidewände. Da dieselben bei *Cyclactinia* Vinassa de Regny nicht in der hier vorkommenden Gestalt nachgewiesen sind, kann ich Douvillé (1908) nicht beipflichten, der die rezente Form ohne weiteres „*Cyclactinia*“ benannte. Nahe verwandt scheinen beide Formen freilich zu sein. Auch von *Poractinia* Vinassa de Regny ist die vorliegende Form verschieden.

Die höchst eigentümliche Gestalt der *Janaria*-Kolonie dürfte hauptsächlich aus Balance-Gründen zu erklären sein und nicht etwa aus einer Verwandtschaft mit *Kerunia*. Die Seitenhörner verhindern wahrscheinlich das Umkippen bei der Bewegung, das für den schwachen Krebs unangenehm sein muß.

Die mittlere Crista hingegen schützt vor dem Gefressen- und Verschlucktwerden durch größere Feinde. Es liegt also keine Verwandtschaft, sondern nur eine Konvergenz zu *Kerunia* vor.

Beitrag zur *Kerunia*-Frage

Das vielumstrittene Fossil *Kerunia cornuta* Mayer-Eymar 1899 ist, trotz der auffallenden äußeren Ähnlichkeit, von *Janaria* völlig verschieden, denn es fehlen ihm die so charakteristischen eiförmigen Hohlräume im Skelett. Das Skelett von *Kerunia* stellt auf Dünnschliffen, die ich vor mir habe, ein ziemlich gleichmäßiges Maschenwerk dar. Es haben nun Oppenheim (1902, S. 44) und Dollfus (1912, S. 87, Textfig. 36; 1935, S. 527—532) in *Kerunia* eine Hydractinie erblickt, die mit einem *Pagurus* in Symbiose lebte. Doch fehlte allen diesen Beobachtern der Beweis durch Beibringung eines ähnlich gebauten Skeletts einer rezenten Hydractinie. *Cyclactinia* Vinassa de Regny, die mit der *Kerunia* von Vinassa, Dollfus und Douvillé in nahe Beziehung gebracht wurde, ist meiner Ansicht nach mit *Janaria* verwandt, während sie immerhin einer anderen Familie angehört als die Hydractinien. *Kerunia* halte nun auch ich entschieden für eine echte Hydractinie, und ich bin in der Lage, den Beweis dafür zu erbringen durch den Vergleich mit dem Skelett einer inzwischen bekanntgewordenen rezenten Form. Es handelt sich um *Hydrissa sodalis* (Stimpson) (s. Stechow 1909, S. 21, Taf. 1, fig. 1—8, Taf. 4, fig. 1—6; Goto 1910, S. 470—489, Textfig. 1—18; Doflein 1914, S. 268, Textfig. 218—220 (als *Hydractinia sodalis*). Man vergleiche einmal die Abbildung bei Stechow (1909, Taf. 4, fig. 5) mit einem Querschnitt durch *Kerunia*. Die Ähnlichkeit, auf die bisher noch nicht hingewiesen worden ist, ist eine erstaunliche! Nur ein scharfer Unterschied besteht: Bei *Kerunia* ist das Skelett rein kalkig, bei *Hydrissa* rein hornig. Heute indessen, wo wir durch die obigen Ausführungen über *Hydrocorella* wissen, daß es tatsächlich echte Hydractinien mit kalkigem Skelett gibt, ist das kein Gegenbeweis mehr gegen eine nahe Verwandtschaft. Ich möchte übrigens die Hypothese aussprechen, daß auch bei *Kerunia* das Skelett rein hornig war, ähnlich dem von *Hydrissa sodalis*, und daß dieses erst beim Fossilisationsprozeß durch Heteromorphose in Kalk umgewandelt wurde. Die Struktur würde nicht dagegen sprechen. Auch besteht für den schwachen *Pagurus* ein großer Vorteil der *Hydractinia*-Symbiose darin, daß das hornige *Hydractinia*-Gehäuse sehr viel leichter herumzutragen ist als das schwere Kalkgehäuse einer leeren Gastropodenschale. Jedenfalls darf *Kerunia* als eine echte Hydractiniine angesehen werden, die mit einem *Pagurus* in Symbiose lebte.

Schrifttum

Abel, O.: Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart (1912).

— Lehrbuch der Paläozoologie.

Broch, H.: 1914.

— *Hydroida*, Part I, in: Danish Ingolf Expedition **5**, (1916) Heft 6, 1—66, Taf. 1—2.

Carter, H. J.: Relationship of *Hydractinia, Parkeria* and *Stomatopora,* in: Ann. Mag. Nat. Hist. (4.) **19** (1877) 44—76, Taf. 8.

— On new species of *Hydractinidae* recent and fossil, in: Ann. Mag. Nat. Hist. (5.) **1** (1878) 298—311, Taf. 17.

Dacqué, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere (1921).

Délage, Y., et E. Hérouard: Traité de Zoologie Concrète, tome 2, 2. partie (1901) Les Coelentères.

Dollfus, G. F.: Contribution à l'étude des Hydrozoaires fossiles, in: Bulletin Soc. Géol. Franç. (4.) **6** (1906) 121—128, Taf. 4.

Douvillé: in: Bulletin Soc. Géol. Franç. (4.) 8 (1908) 14—17, Taf. 1, Fig. 1 a, 1 b, 2 a, 2 b.

Fraas, E.: in: Verhandlungen Zool.-Bot. Gesellschaft Wien, Jg. 1911, 73 ff., Textfig. 2—5.

Goto, S.: On two species of *Hydractinia* living in symbiosis with a Hermit crab. Journal Experimental Zoology **9** (1910) 469—496.

Gregory, J. W.: *Hydroconophora* and *Hydrokérion,* two new genera of Cretaceous Hydractiniidae. Ann. Mag. Nat. Hist. (10) **8** (1931) 475—484, Taf. 18—19.

Hartlaub, C.: Hydroiden, in: Résultats Voyage Belgica Zoologie (1904) 1—19, Taf. 1—4.

Hickson, S. J.: The Cambridge Natural History, *Coelenterata* and *Ctenophora* (1906). — 1912.

— and F. H. Gravely: Hydroid Zoophytes, in: National Antarctic Expedition, Natural History **3** (1907) 1—34, Taf. 1—4.

Stechow, E.: Hydroidpolypen der Japanischen Ostküste, 1. Teil, in: Abhandlungen K. Bayer. Akademie d. Wiss., Math.-Phys. Klasse (Doflein, Naturgeschichte Ostasiens), 1. Suppl.-Bd., 6. Abhandl. (1909) 1—111, Taf. 1—7, 8 Textfig.

— Dasselbe, 2. Teil, ebenda, 3. Suppl.-Bd., 2. Abhandl. (1913 b) 1—162, 135 Textfig.

— Neue Gruppen skelettbildender Hydrozoen und Verwandtschaftsbeziehungen recenter und fossiler Formen, in: Verhandlungen Deutschen Zool. Gesellschaft **26** (1921 b) 29—31.

— Neue Genera und Species von Hydrozoen und anderen Evertebraten, in: Archiv für Naturgeschichte 87 (1921 c) Abt. A, Heft 3, 248—265.

— Über Hydroiden der Deutschen Tiefsee-Expedition, III, in: Zool. Anzeiger **56** (1923 b) 97—119.

— Zur Kenntnis der Hydroidenfauna des Mittelmeers, Amerikas und anderer Gebiete, 2. Teil, in: Zool. Jahrbücher, Abt. für Systematik **47** (1923 c) 29—270, 35 Textfig.

— Die Hydroiden der Deutschen Tiefsee-Expedition (Valdivia), in: Wiss. Ergebnisse d. Deutschen Tiefsee-Exp. **17** (1925 a) 3. Abhandl. 383—546, 54 Textfig.

Steinmann, G.: Über fossile Hydrozoen aus der Familie der Coryniden, in: Palaeontographica **25** (1878) 101—124, Taf. 12—14.

— Über triadische Hydrozoen vom östlichen Balkan und ihre Beziehungen zu jüngeren Formen, in: Sitzungsberichte K. Akad. Wiss., Wien, Math.-Naturwiss. Klasse **102** (1893) I, 457—502, Taf. 1—3.

Vinassa de Regny, P. E.: Studi sulle Idractinie fossili, in: Atti R. Acad. dei Lincei (5.), Mem. Scienze fisiche **3** (1899) 105—155.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 27836. — Veröffentlicht unter ZLN 5039 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.

Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 221/62

Zoologischer Anzeiger

Band 169 **Dezember 1962** **Heft 11-12**

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Wie verhalten sich verwandte Vertreter von heimischen Winterschläfern aus wärmeren Gebieten unter veränderten Temperaturbedingungen?

Von

M. Eisentraut[1]

(Eingegangen am 11. August 1962)

Die Fähigkeit einiger Säugetiere der gemäßigten Zonen, Winterschlaf zu halten, ist als eine hervorragende Anpassung an die unwirtliche und nahrungsarme winterliche Jahreszeit anzusehen. Über die Frage, wie sich nun verwandte Formen aus wärmeren südlichen Gegenden verhalten, wenn sie in veränderte Umweltbedingungen kommen, ist bisher wenig bekannt geworden. Es sei daher im folgenden über einige Beobachtungen berichtet, die ich an entsprechenden Säugetiervertretern im Winter 1961/62 anstellen konnte. Ich beschränke mich dabei auf die Mitteilung der Ergebnisse, ohne weitere Schlußfolgerungen zu ziehen oder auf einschlägige Literatur hinzuweisen.

Für die Versuche standen zur Verfügung: 1 marokkanischer Wanderigel, *Erinaceus algirus lavaudeni* Cabrera, der von Herrn Dr. Roer von seiner Marokko-Reise mitgebracht wurde; 4 Exemplare des israelischen Baumschläfers, *Dryomys nitedula phrygius* Thomas, die von Herrn E. Nevo aus Israel geschickt wurden, und schließlich einige westafrikanische Mausschläfer, *Graphiurus murinus haedulus* (Dollman), die ich selbst 1958 aus Kamerun mitgebracht hatte, bzw. die in Gefangenschaft geboren waren.

Beobachtungen am Wanderigel

Der Ende November 1961 eingetroffene Wanderigel, ein ausgewachsenes ♂, wurde den ganzen Winter über in einem Freilandkäfig gehalten, in dem er reichlich Auslaufmöglichkeit hatte und sich unter Laub und anderem Nistmaterial verkriechen konnte. Futter in Form von Fleisch, Milch, Weißbrot, Obst und gelegentlich Mehlwürmern und ferner Wasser standen täglich

[1] Prof. Dr. M. Eisentraut, Museum A. Koenig, Bonn am Rhein, Koblenzer Str. 160.

zur Verfügung (mit Ausnahme von wenigen Tagen, an denen absichtlich kein Futter gereicht wurde).

Die normale Aktivitätstemperatur, d. h. die Wachtemperatur im Gegensatz zur Temperatur im Lethargiezustand, war ähnlich wie bei unserem heimischen Igel relativ niedrig. Die Messungen ergaben eine durchschnittliche Schwankung zwischen 34,1° und 35,3 °C, und zwar bei wechselnden Außentemperaturen zwischen etwa 6° und 16 °C.

Erste Lethargieerscheinungen zeigten sich Anfang November, als die Nachttemperaturen den Nullpunkt unterschritten und auch am Tage nur geringe Erwärmung über 0° eintrat. Es wurde dann häufiger regelrechter Winterschlaf beobachtet, doch waren die Schlafperioden stets nur kurz. Die Kontrolle der Nahrungsaufnahme ergab, daß die längste Periode 5 bis 6 Tage betrug.

Nach einer gelegentlich vorgenommenen Körpertemperaturmessung bei winterschlafenden Tieren erfolgte stets ein Erwachen. Als niedrigste Körpertemperatur wurden 6,8° gemessen, so z. B. einmal bei einer Umgebungstemperatur von + 1° (tiefste Nachttemperatur −2°). Die enge Beziehung zwischen niedriger Außentemperatur und Eintritt der Lethargie war deutlich erkennbar. Als kritische Außentemperatur, bei der Winterschlaf eintrat, wurden Werte um 0° oder wenig darüber festgestellt. Jedoch brauchten niedrige Temperaturen — und selbst solche unter 0° — nicht zwangsläufig zum Eintritt der Lethargie zu führen, wie z. B. die Beobachtungen Ende Januar zeigten, als trotz längerer Kälteperiode mit Umgebungstemperaturen bis −6° kein Winterschlaf erfolgte; vielmehr zeugten die tägliche Nahrungsaufnahme und eine gelegentlich vorgenommene Temperaturmessung für ein Wachsein des Versuchstieres. Von Anfang März ab trat trotz anhaltender niedriger Umgebungstemperaturen kein Winterschlaf mehr ein, abgesehen von einer offenbar nur leichten Lethargie nach zwei eingelegten Fastentagen und einer nächtlichen Tiefsttemperatur von −2°; eine als Stichprobe vorgenommene Messung der Körpertemperatur ergab einen Wert von 32,3°.

Beobachtungen an Baumschläfern aus Israel

Zwei der Baumschläfer wurden schon im Sommer 1961 von Herrn E. Nevo an Herrn cand. rer. nat. Jochen Niethammer gesandt, der mir die Tiere dann freundlicherweise vom Herbst 1961 ab für Winterschlafbeobachtungen zur Verfügung stellte. Zwei weitere Exemplare wurden mir von Herrn Nevo im Laufe des Winters geschickt mit der Bitte, weitere Beobachtungen vorzunehmen, die seine eigenen Winterschlafuntersuchungen ergänzen sollten.

Meine Versuchstiere wurden mit einigen Unterbrechungen ständig in einem Außenkäfig gehalten, der allen winterlichen Temperaturen ausgesetzt war. Die Tiere hatten einen hölzernen Schlafkäfig mit Nestmaterial zur Verfügung und wurden täglich gefüttert. Sie erhielten Obst, Sonnenblumenkerne, getrocknetes Weißbrot, gelegentlich Mehlwürmer und Wasser.

Als Wachtemperaturen wurden Werte von 35,2° bis 36,8° gemessen, womit jedoch nicht die mögliche Schwankungsbreite erfaßt zu sein braucht.

Nach anfänglichem Wachbleiben traten in deutlicher Beziehung zum Absinken der Umgebungstemperatur lethargische Erscheinungen ein, und zwar beim Sinken der Umgebungstemperatur auf Gefrierpunktnähe und unter 0°. Die festgestellte tiefste Körpertemperatur betrug 2,2° bei einer Umgebungstemperatur von 0°; in einem anderen Fall wurden 2,5° bei einer Außentemperatur von 1,5° gemessen. Ununterbrochene Winterschlafperioden erstreckten sich einmal über 10 Tage bei Umgebungstemperaturen von 4° bis 8° (tiefste Nachttemperatur +2° bis 7°), ein andermal über 14 Tage bei Außentemperaturen zwischen + 4° und —4°.

Es fiel auf, daß die Tiere in diesem tiefen Winterschlafzustand beim Herausnehmen aus dem Schlafkasten wie leblos auf der Hand lagen, so daß sie anfangs für tot gehalten wurden. Erst nach geraumer Zeit zeigten sich schwache Reaktionen in Form von Muskelkontraktionen und leichten Atembewegungen. Die außerordentliche Tiefe der Lethargie offenbarte sich auch darin, daß häufig nach Berührung und Temperaturmessung kein allmähliches Erwachen erfolgte, sondern die Tiere weiterhin in Lethargie verharrten. In zwei Fällen endete eine längere Lethargieperiode mit dem Tode des betreffenden Tieres, wobei jedoch als Todesursache nicht unbedingt die Einwirkung der tiefen Umgebungstemperatur angenommen werden muß, vielmehr könnten hierfür möglicherweise auch anomale Gefangenschaftsbedingungen verantwortlich gemacht werden, da in anderen Fällen ähnliche tiefe Umgebungstemperaturen ohne Schaden überstanden wurden.

Ein im tiefen Winterschlafzustand mit einer Körpertemperatur von 2,5° in ein warmes Zimmer gebrachtes Versuchstier war nach 50 Minuten aus der Lethargie erwacht. Der Anstieg der Körperwärme erfolgte ziemlich geradlinig. Im übrigen zeigte das Tier ganz ähnliche Reaktionen während des Erwachens (Atembeschleunigung, Muskelzittern usw.), wie wir sie bei heimischen Winterschläfern kennen.

Die Tatsache, daß nicht zwangsläufig bei niedrigen Temperaturen Winterschlaf eintreten muß, wie mehrere Beobachtungen ergaben, zeugt dafür, daß zum Eintritt der Lethargie neben äußeren Faktoren auch eine innere Winterschlafbereitschaft notwendig ist. Vom 17. März ab traten trotz nächtlicher Außentemperaturen unter 0° keine Winterschlaferscheinungen mehr ein.

Beobachtungen am Mausschläfer

Die von mir aus Kamerun mitgebrachten Mausschläfer gehören zu einem Rassenkreis, der im tropischen Afrika weit verbreitet ist.

Die Wachtemperatur der Tiere zeigte eine Schwankungsbreite von 34,8° bis 40,1° bei mittleren Umgebungstemperaturen zwischen 12° und 22°. Die unteren Werte wurden während des Ruheschlafes, die höheren während der nächtlichen Aktivität festgestellt.

Die ersten Kühlschrankversuche wurden im November/Dezember 1958 vorgenommen. Ein mehrtägiger Aufenthalt bei Umgebungstemperaturen von +2,5° bis +4,5° hatte lediglich die Wirkung, daß die untere Grenze der Wachtemperatur noch bis 33,5° absank. Es wurden niemals lethargische Erscheinungen festgestellt. Bei gelegentlich vorgenommenen Kontrollen waren die Tiere stets wach und zeigten ihre normale Beweglichkeit bei normalen Körpertemperaturen. Für ein Exemplar endete der Versuch mit einem letalen Ausgang, so daß zunächst bei den übrigen Tieren die Versuche abgebrochen wurden.

Im Herbst 1961 wurden die Beobachtungen dann mit einem Mausschläfer fortgesetzt. Der Käfig dieses Tieres, dem ein Schlafkästchen mit Nestmaterial zur Verfügung stand, wurde Ende Oktober ins Freie gebracht, so daß der Insasse den Außentemperaturen ausgesetzt war. Ein vorübergehendes Absinken der Umgebungstemperaturen auf 0° Anfang November wurde ohne merkliche Schädigung überstanden. Als dann am 19. 11. die nächtlichen Temperaturen wieder den Nullpunkt erreichten und die höchsten Tagestemperaturen nur + 3° bis + 5° betrugen, wurde am 20. 11. das Versuchstier in zusammengerollter Schlaflage tot in seinem Nest gefunden.

Die Versuche haben also ergeben, daß bei meinen Tieren trotz winterlicher Umgebungstemperaturen kein Winterschlaf eintrat, daß aber niedrige Temperaturen lebensbedrohend werden können, wie dies für einen tropischen Vertreter nicht verwunderlich erscheint. Auf Grund meiner Beobachtungen dürften die alten von Cuvier gemachten und von Heck (Brehms Tierleben, Säugetiere II, 4. Aufl., Leipzig/Wien 1914) übernommenen Angaben, daß ein *Graphiurus murinus* in Paris Winterschlaferscheinungen gezeigt habe, mit Vorsicht aufzunehmen sein.

Zusammenfassung

Die Beobachtungen haben ergeben, daß der marokkanische Wanderigel, *Erinaceus algirus lavaudeni*, und der Baumschläfer aus Israel, *Dryomys nitedula phrygius*, fähig sind, bei entsprechenden Umweltbedingungen Winterschlaf zu halten. Dagegen konnten bei dem tropischen Mausschläfer, *Graphiurus murinus haedulus*, keine lethargischen Erscheinungen festgestellt werden.

Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. Herre)

Histo-enzymologische Beobachtungen an den Pansenzotten des Rindes

Von

Helmut Schulz[1, 2]

Mit 9 Abbildungen

(Eingegangen am 3. August 1962)

I. Problemstellung

Über die histologischen, biochemischen und physiologischen Verhältnisse im Rinderpansen liegt eine umfangreiche Literatur vor, aus der zu entnehmen ist, daß ein Großteil des Energiebedarfes des Rindes gedeckt wird durch Fettsäuren sowie Aminosäuren, welche bei den bakteriellen Zersetzungsvorgängen in den Vormägen entstehen und anschließend von der Pansenwand resorbiert werden (s. Phillipson u. Cuthbertson 1956, Dobson 1958 und Shaw 1962). Die Pansenwand ist aber nicht nur zur Resorption befähigt, sondern sie vermag auch Ionen in das Pansenlumen hinein zu transportieren und so das pH-Milieu zu beeinflussen. Dieser aktive, intraepitheliale Stofftransport birgt noch eine Fülle von offenen Problemen, so z. B. die Frage nach dem an Stofftransport beteiligten Enzymbestand. Für die Lösung dieser Probleme scheinen die Methoden der modernen Histochemie besonders gut geeignet zu sein, da durch sie die wichtigen mikrostratigrafischen Enzymverhältnisse am besten erfaßt werden. Bedauerlicherweise liegen aber histochemische Untersuchungen an der Mucosa des Rinderpansens nur in verhältnismäßig geringer Zahl vor, so die Arbeiten von Arvy (1962), Dobson (1959), Dobson, Brown, Dobson und Phillipson (1956), Schulz (1962).

II. Material und Methodik[3]

Es wurde lebensfrisches Pansenmaterial von Rindern untersucht, welches sofort nach der Materialentnahme mit CO_2-Schnee eingeeist wurde. Folgende Enzyme wurden getestet: Cytochromoxydase nach Gräff (1936), Aminoxydase nach Blaschko und Hellmann (1953), Peroxydase nach Lillie und Burtner (1953), Succinodehydrase nach Goebel und Pucht-

[1] Dr. Helmut Schulz, Institut für Haustierkunde der Universität Kiel.

[2] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

[3] Die Arbeitsvorschriften für die histochemischen Reaktionen sind ohne Ausnahme dem Werke von Pearse (1960) und dem Handbuch für Histochemie Band VII/1 entnommen. Es erübrigt sich deshalb eine Nennung der Autoren im anschließenden Literaturverzeichnis.

LER (1955), unspez. saure Phosphatase nach GROGG und PEARSE (1952), unspez. alkalische Phosphatase nach GOMORI (1951), α-Naphthylacetat-Esterase nach GOMORI (1951), Leucinaminopeptidase nach NACHLAS, CRAWFORD und SELIGMAN (1956), Acethylthiocholinesterase nach KOELLE (1955), α-Glucosidase nach RUTENBURG, LANG, GOLDBERG und RUTENBURG (1958), Carboanhydrase nach HAUSLER (1958). Lipide: Plasmalreaktion nach HAYES (1949), Sudanschwarz B.

III. Untersuchungsbefunde

Cytochromoxydase (Abb. 1). Dieses Enzym ist sowohl im Stratum basale als auch im Stratum spinosum recht stark vertreten. Im Stratum granulosum ist die Reaktion dagegen nur gering und fehlt im Stratum corneum vollständig. Dieser Befund stimmt recht gut überein mit den von MONTAGNA und ELLIS (1962) veröffentlichten Ergebnissen über die Verteilung intrazellulärer Atmungsenzyme in der normalen Haut der Säugetiere. Es wird von diesen Autoren angenommen, daß die Cytochromoxydase in engem Zusammenhang steht mit der Bildung von Keratin und der mitotischen Tätigkeit der Zellen im Stratum germinativum. Die bekannt starke mechanische Beanspruchung des Pansenepithels erfordert selbstverständlich auch eine starke regenerative Tätigkeit des Stratum germinativum, und der hohe Cytochromoxydasegehalt gerade in dieser Schicht steht sicherlich z. T. im Dienste der Zellproliferation. Da bei Untersuchungen an der kutanen Schleimhaut in der cardialen Region des Schweinemagens jedoch stets eine sehr viel geringere Atmungsaktivität festgestellt werden konnte als in den Zotten der Ruminantia Scopoli 1777, ist es jedoch durchaus möglich, daß ein Teil dieser Cytochromoxydase-Aktivität auch im Dienste des aktiven Stofftransportes innerhalb der Pansenwand steht.

Succinodehydrase (Abb. 2). Dieses im Tricarbonsäurecyclus wirkende Enzym zeigt die gleiche Lokalisation wie die Cytochromoxydase. Auch bei ihr ist die höchste Aktivität in den basalen Zellagen des Stratum germinativum zu beobachten. Im Stratum granulosum ist die Aktivität nur mäßig groß und fehlt vollkommen im Stratum corneum. Eine weitgehend identische Verteilung der Atmungsenzyme ist auch in den Pansenzotten der Giraffe festzustellen gewesen (SCHULZ 1962).

Alkalische Phosphatase (Abb. 3). Während die Atmungsenzyme besonders in den basalen Zellagen des Pansenepithels auftreten, bildet die unspezifische alkalische Phosphatase eine Zone höchster Konzentration im Übergangsgebiet zwischen dem Stratum germinativum und dem Stratum corneum. Von hier aus nimmt die Reaktionsstärke nach basal zu stark ab, ist aber bis zum Stratum basale hinab überall deutlich zu erkennen.

Das Stratum corneum weist nach der Azoreaktion nur eine leichte Färbung auf, die zum großen Teile auf eine Reaktion zwischen phenolischen Gruppen, welche in der Schicht des Stratum corneum reichlich vorhanden sind, und dem verwendeten ITR-Salz zurückzuführen ist. Bei früheren Unter-

suchungen an den Pansenzotten der Giraffe ist festgestellt, daß bei diesem Tier in der Lamina epithelialis keine alkalische Phosphatase vorkommt, sondern nur in den zahlreichen, direkt unterhalb der Basalschicht befindlichen Kapillarschlingen in großer Menge auftritt. Beim Rind fehlt diese Kapillaraktivität in der Pansenwand jedoch vollkommen, obgleich die in der normalen Haut des Rindes befindlichen Kapillaren eine solche aufweisen sollen (MONTAGNA u. ELLIS 1962). Bekanntlich wird die im Darmepithel der Säugetiere in recht großer Menge vorkommende alkalische Phosphatase in Zusammenhang gebracht mit der Resorption von Nährstoffen aus dem Darmlumen, und es besteht durchaus die Möglichkeit, daß sie auch im Pansen des Rindes an der Resorption von Nährstoffen beteiligt ist.

Saure Phosphatase (Abb. 4). Ebenso wie die alkalische Phosphatase zeigt auch dieses Enzym ein Reaktionsmaximum im Übergangsgebiet zwischen dem Stratum corneum und dem Stratum germinativum. In den unteren Partien des Stratum spinosum ist die Reaktion dagegen nur mäßig stark; im Stratum corneum findet sich jedoch eine recht erhebliche Phosphatase-Aktivität.

In den Pansenzotten der Giraffe ist eine weitgehend identische Verteilung dieses Enzymes festzustellen gewesen (SCHULZ 1962), und auch in der Haut der Säugetiere und des Menschen ist saure Phosphatase in ähnlicher Verteilung reichlich vorhanden (MONTAGNA u. ELLIS 1962). Es könnte hieraus abgeleitet werden, daß die oben beschriebene Enzymverteilung im verhornenden Epithel eine allgemein verbreitete Eigenschaft ist. Das ist aber keineswegs der Fall, wie aus Beobachtungen am kutanen Vormagenepithel des Schweinemagens hervorgeht, wo der höchste Gehalt an saurer Phosphatase in den basalen Teilen des Stratum germinativum zu finden ist und nach apikal bedeutend abnimmt.

α-Naphthylacetat-Esterase (Abb. 5). Schon nach einer nur wenige Sekunden betragenden Inkubationszeit ist schon eine deutliche Reaktion in der gesamten Lamina epithelialis der Mukosa zu erkennen, und nach einer Minute ist das gesamte Epithel dunkelviolett gefärbt. Insbesondere das Stratum corneum fällt durch seine kräftige Reaktion auf; im Stratum lucidum ist die Esterase-Aktivität jedoch nur mäßig stark. Eine weitgehend gleiche Verteilung der α-Naphthylacetat-Esterase findet sich auch in den Pansenzotten der Giraffe (SCHULZ 1962). Nach MONTAGNA (1955) und FINDLEY (1955) ist dieses Enzym in der normalen Haut der Säugetiere nur in mäßig großer Menge vorhanden. In einem Band zwischen dem Stratum corneum und dem Stratum spinosum tritt es nach diesen Autoren jedoch in recht hoher Konzentration auf.

Carboanhydrase (Abb. 6). Dieses Enzym ist im gesamten Stratum corneum in großer Menge zu finden. Die höchste Aktivität ist jedoch stets im Stratum basale zu konstatieren, unter dem ein dichtes, Carboanhydrase enthaltendes Gefäßkapillarennetz gelegen ist und besonders deutlich an den distalen Enden der Pansenzotten sehr deutlich hervortritt.

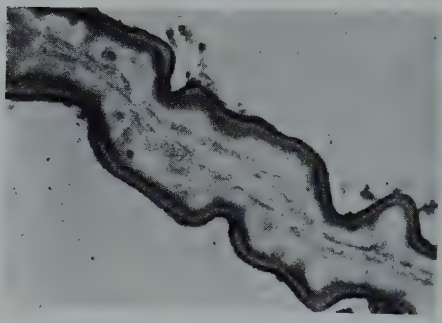


Abb. 1

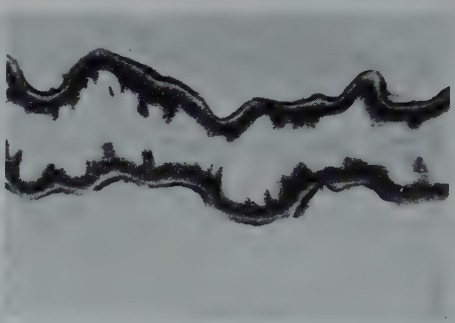


Abb. 2

Abb. 1. Pansenzotte des Rindes (Längsschnitt): Cytochromoxydase, Vergr. 30×
Abb. 2. Succinodehydrase

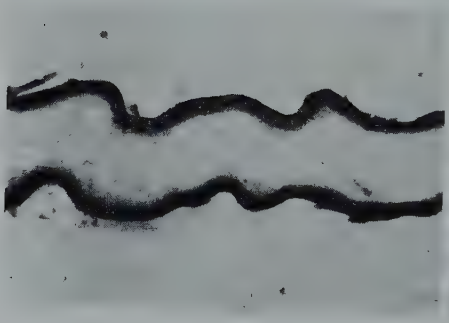


Abb. 3

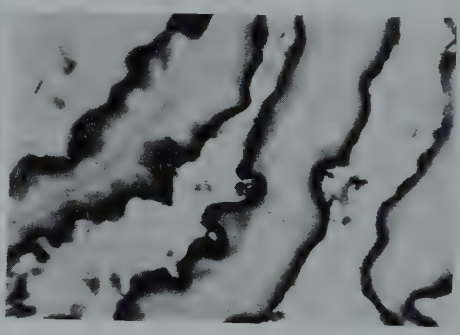


Abb. 4

Abb. 3. Alkalische Phosphatase
Abb. 4. Saure Phosphatase

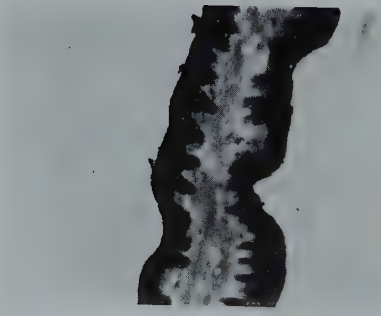


Abb. 5

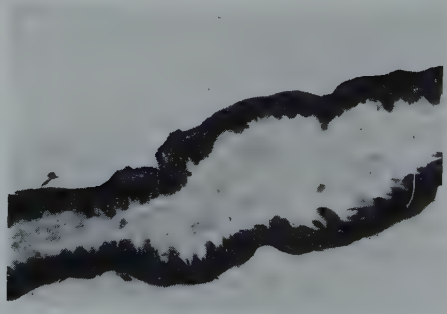


Abb. 6

Abb. 5. α-Naphthylacetat-Esterase
Abb. 6. Carboanhydrase

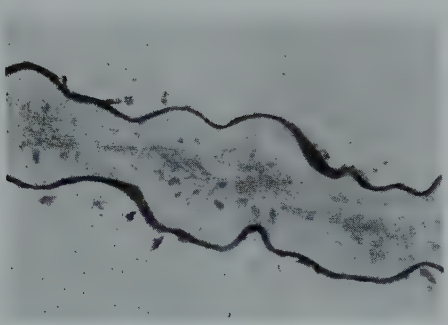


Abb. 7

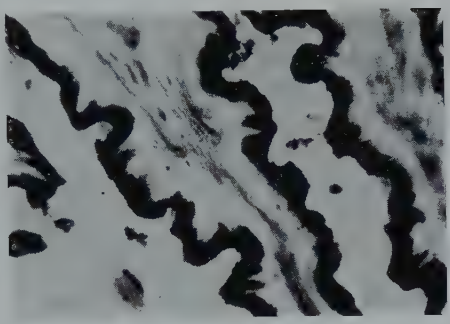


Abb. 8

Abb. 7. Leucinaminopeptidase
Abb. 8. Sudanschwarz-B-positive Lipide

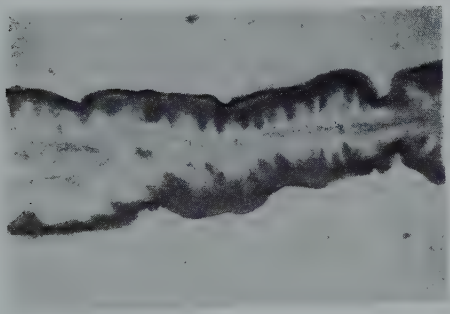


Abb. 9. Plasmalreaktion

CAH ist in der Pansenmukosa der Giraffe in großer Menge vorhanden und wird hier in Zusammenhang gebracht mit Ionenaustauschvorgängen durch die Pansenwand hindurch (SCHULZ 1962). Auch in der normalen Haut kommt Carboanhydrase vor, hier ist sie in ihrem Vorkommen jedoch auf die Basalschicht und die unteren Partien des Stratum spinosum beschränkt (BRAUN-FALCO u. RATHJENS 1955). Über die Funktion von CAH in der normalen Haut ist nichts bekannt, die vollkommen andersartige Verteilung in der Pansenmukosa zeigt aber deutlich, daß sie hier einen anderen Aufgabenumfang hat als in der Haut.

Leucinaminopeptidase (Abb. 7). In geringer Menge und fast ausschließlich auf die basalen Teile des Stratum germinativum beschränkt ist dieses Enzym — ebenso wie bei der Giraffe (SCHULZ 1962) — im Epithel der Pansenzotten des Rindes zu beobachten. Nach MONTAGNA und ELLIS (1962) finden sich im Stratum basale und in den unteren Zellen des Stratum malpighii ebenfalls nur mäßig große Mengen von Leucinaminopeptidase. Bekanntlich kann ein erhöhter Gehalt an diesem Enzym in Verbindung stehen mit einer regen Eiweißsynthese, und in der Pansenmukosa ist sicherlich eine enge kausale Verknüpfung zwischen dem Peptidasegehalt und der

mitotischen Aktivität des Stratum germinativum sowie der Synthese von Keratin vorhanden.

Peroxydase, Aminoxydase, Tyrosinoxydase, Glucose-6-Phosphatase, α-Glucosidase und Cholinesterase sind innerhalb des Pansenepithels nicht festzustellen gewesen.

Lipide. Mit Sudanschwarz B konnte gezeigt werden, daß im gesamten Pansenepithel recht große Mengen von Lipiden vorkommen. Besonders die oberen Zellagen des Stratum germinativum heben sich durch ihren hohen Lipidgehalt hervor (Abb. 8). Ein Teil dieser Lipide gehört der Gruppe der Acetalphosphatide an, was an einer sehr kräftigen Plasmalreaktion zu erkennen ist. Diese hat ihr Maximum in den unteren Schichten des Stratum germinativum (Abb. 9).

IV. Diskussion

Nach den vorliegenden Untersuchungsergebnissen kommen in der Mukosa des Rinderpansens neben Anzeigern einer lebhaften intrazellulären Atmung (Succinodehydrase, Cytochromoxydase) große Mengen von hydrolytischen Enzymen (saure Phosphatase, alkalische Phosphatase, α-Naphthylacetat-Esterase) sowie Carboanhydrase vor, und es ist nun zu diskutieren, in welcher Beziehung diese Enzyme zum intraepithelialen Stofftransport stehen. Hierzu sind einige Vorbemerkungen nötig: Wie eingangs erwähnt wurde, ist die Pansenmukosa des Rindes sowohl zur Resorption von Fettsäuren als auch zur Aufnahme und Abgabe von anorganischen Ionen befähigt. Außerdem soll sie die Fähigkeit zur Fettsäureumwandlung besitzen. Als anorganische Ionen wandern vor allem K^+ und Na^+ sowie Cl^- und HCO_3^- durch die Pansenwand (Sperber u. Hyden [1952], Partharasaty u. Phillipson [1953], Dobson u. Phillipson [1954]). Die von der Pansenmukosa zu resorbierenden Na^+ und Cl^- haben dabei ein bestehendes Konzentrationsgefälle zu überwinden. Da aber eine Potentialdifferenz von 25 bis 35 mV des zwischen dem in der Mukosa befindlichen Blut und dem Panseninhalt besteht, können die Cl^- das bestehende Konzentrationsgefälle mühelos überwinden. Das Na^+ hat demgegenüber sowohl das Konzentrations- als auch das elektrische Gefälle zu überwinden. In der Niere erfolgt unter ähnlichen Bedingungen die Aufnahme der Na-Ionen aus dem Primärharn durch Austausch gegen H-Ionen, welche durch Dissoziation aus H_2CO_3 in den Tubulizellen entstehen. In genügender Menge bereitgestellt werden die H-Ionen bei diesem Vorgang durch die Vermittlung von Carboanhydrase. Wie oben gezeigt, kommt dieses Enzym in der Pansenwand des Rindes in großer Menge vor, und die von Phillipson und Cuthbertson (1956) ausgedrückte Forderung, daß in der Pansenwand ein Mechanismus wirken soll, der dem der Niere gleicht, scheint demzufolge zuzutreffen. Die bei der Dissoziation von H_2CO_3 frei werdenden HCO_3-Ionen dürften im Magen des Rindes wohl gegen die im Magenlumen reichlich vorhandenen Fettsäuren ausgetauscht werden. Das für die Synthese von H_2CO_3 notwendige CO_2 ist bekanntlich

im Pansenlumen reichlich vorhanden und kann durch Diffusion mühelos mit der in der Pansenwand befindlichen Carboanhydrase in Kontakt kommen.

Die energetische Grundlage des lebhaften Stoffaustausches in der Niere bildet bekanntlich der Tricarbonsäurecyclus, und es ist von Interesse, daß auch in der Pansenwand — ebenso wie in der Niere — große Mengen von Atmungsenzymen vorkommen.

Die von der Pansenmukosa aufgenommenen Fettsäuren werden allem Anschein nach nicht als freie Fettsäuren innerhalb der Pansenmukosa weitertransportiert, sondern die Anwesenheit großer Mengen von Phosphatasen und unspezifischer Esterase sowie verschiedener Lipide spricht für einen vorübergehenden Einbau der Fettsäuren in Glyzerin-haltige Verbindungen.

Schrifttum

Arvy, L.: Histochemie des enzymes impliqués dans la digestion dans la série animale. Handb. Histochemie VII/2, Fischer, Stuttgart 1962.

Braun-Falco, O., und B. Rathjens: Über die histochemische Darstellung der Kohlensäureanhydratase in normaler Haut. Arch. Klin. exp. Derm. **201** (1955).

Dobson, A.: Active transport through the epithelium of the reticulorumen sac. J. Physiol. **146** (1959).

Dobson, A., und A. T. Phillipson: The forces moving chloride through rumen epithelium. Journ. Physiol. **125** (1954).

Dobson, M. J., H. B. Brown, A. Dobson und A. T. Phillipson: A histological study of the organization of rumen epithelium of Sheep. Quart. J. exp. Biol. **41** (1956).

Findley, G. H.: The simple esterases of human skin. Brit. J. Derm. **67** (1955).

Montagna, W.: Histology and Cytochemistry of human skin. IX. J. biophys. biochem. Cytol. **1** (1955).

Montagna, W., und R. A. Ellis: Histochemistry of enzymes in the skin. Handb. Histochem. VII/2, Fischer, Stuttgart 1962.

Orth, A., und W. Kaufmann: Die Verdauung im Pansen und ihre Bedeutung für die Fütterung der Wiederkäuer. Parey, Hamburg-Berlin 1961.

Partharasaty, D., und A. T. Phillipson: The movement of Potassium, Sodium. Chloride and water across the rumen epithelium of Sheep. J. Physiol. **121** (1953).

Paratharasaty, D., und A. T. Phillipson: J. Physiol. **121** (1953).

Pearse, A. G. E.: Histochemistry. Churchill, London 1960.

Phillipson, A. T., und D. P. Cuthbertson: Modern Concepts of rumen digestion and metabolism. Festschr. VIII. internat. Tierzuchtkongreß, Madrid 1956.

Schulz, H.: Mikroskopisch-anatomischer Bau und Enzymbestand der Pansenzotten von Giraffa camelopardalis L. Zool. Anz. **169** (1962).

Shaw, J. C.: Nutritional physiology of the rumen. Festschr. VIII. internat. Tierzuchtkongreß, Hamburg 1962.

Sperber, J., und S. Hyden: Nature **169** (1952).

Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. Herre)

Histo-topochemische Enzym- und Lipidbestimmungen an der kutanen Vormagenmucosa von *Camelus ferus* f. bactrianus L.

Von

Helmut Schulz[1, 2]

Mit 9 Abbildungen

(Eingegangen am 10. August 1962)

I. Problemstellung

Physiologische Untersuchungen von Phillipson und Cuthbertson (1956) sowie Dobson (1959) haben ergeben, daß die kutane Mucosa in den Ruminantier-Vormägen zur Resorption eines wesentlichen Anteiles der bei der bakteriellen Zersetzung im Magen frei werdenden Verbindungen — insbesondere der Fettsäuren — befähigt ist. Durch diese Magenresorption werden bis zu 60% des Energiebedarfs dieser Tiere gedeckt.

Histochemische Untersuchungen an den Pansenzotten der Giraffe (Schulz 1962) sowie des Rindes (Schulz 1962) haben gezeigt, daß in der Pansenmucosa der Wiederkäuer eine Enzymkombination vorhanden ist, die einen lebhaften Lipid-Stoffwechsel ermöglicht. Es ist hieraus und aus dem gleichzeitigen Vorkommen großer Mengen von Lipiden und freien Fettsäuren geschlossen, daß die Resorption und der Weitertransport von Fettsäuren durch die Pansenmucosa hindurch ein aktiver, enzymatisch gesteuerter Vorgang ist (Schulz 1962). In der vorliegenden Arbeit soll nunmehr die Frage geklärt werden, ob auch in der kutanen Vormagenmucosa des Kamels eine ähnliche Enzymkombination vorhanden ist wie bei dem Rinde oder der Giraffe. Eine gesonderte Untersuchung der Enzymverhältnisse in der Vormagenmucosa des Kamels ist m. E. deshalb erforderlich, weil die Tylopoda Illiger 1811 [Kamele, Guanacoe (mit den Hausformen Lama und Alpaka) sowie das Vicunha] in gar keinem engeren systematischen Zusammenhang stehen mit den eigentlichen Ruminantia Scopoli 1777 (Bohlken 1960, Müller 1962). Etwaige Ähnlichkeiten im Bau des Magens dieser Tiere sind nicht durch eine gemeinsame phylogenetische Wurzel gegeben, sondern dürften unabhängig voneinander in Anpassung an die vorwiegend vegetabilische Nahrung entstanden sein. Die von Orth und Kaufmann (1961) durchgeführte Zusammenfassung von Kamelen, Gemsen, Rindern, Lamas usw. zur Gruppe der Wiederkäuer ist in zoologisch-systematischer Sicht (Simpson 1945) falsch, und es ist selbstverständlich, daß Ergebnisse, welche von diesen Autoren durch die Untersuchungen am Rinde erlangt wurden,

[1] Dr. Helmut Schulz, Institut für Haustierkunde der Universität Kiel.
[2] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

nicht ohne weiteres auf alle anderen von ihnen aufgeführten Tiere übertragbar sind, da sich schon der Bau des Magens bemerkenswert unterscheidet (Hansen und Schmidt-Nielsen 1957).

II. Material und Methodik

Zur Untersuchung gelangte lebensfrisch mit Kohlensäureschnee eingefrorenes Pansenmaterial eines erwachsenen Kamels (♂), welches uns freundlicherweise vom Tierpark C. Hagenbeck in Hamburg zur Verfügung gestellt wurde.

Für die Enzymbestimmungen wurden ausschließlich native Kryostatschnitte (40 μ), für die Lipidbestimmungen mit Formol-Calcium nachfixierte Schnitte verwendet. Freie Fettsäuren wurden mit Cu-Acetat behandelt.

Enzymbestimmungen: Cytochromoxydase nach Gräff (1936). Succinodehydrase nach Goebel und Puchtler (1955). Peroxydase nach Lillie und Burtner (1953), saure Phosphomonoesterase nach Grogg und Pearse (1952), alkalische Phosphomonoesterase nach Gomori (1951), α-Naphthylacetatesterase nach Gomori (1951), Leucinaminopeptidase nach Nachlas, Crawford und Seligman (1956), Acetylthiocholinesterase nach Koelle (1955), Aminoxydase nach Glenner (1957), α-Glucosidase nach Rutenburg, Lang, Goldberg und Rutenburg (1958), Carboanhydrase nach Hausler (1958).

Lipidbestimmungen: Plasmalreaktion nach Hayes (1949), allgemeiner Lipidnachweis mit Sudanschwarz B 1% in Alkohol 70%, bzw. Sudan III ges. in Alkohol 70%, Fettsäurenachweis nach Fischler. Die Arbeitsvorschriften für die genannten histochemischen Reaktionen sind ohne Ausnahme dem Werke von Pearse (1961) und dem Handbuch für Histochemie Band VII/1 entnommen. Es erübrigt sich deshalb eine Nennung der Autoren im anschließenden Literaturverzeichnis.

III. Untersuchungsbefunde

Cytochromoxydase und Succinodehydrase (Abb. 1). Diese beiden für die intrazelluläre Atmung wichtigen Enzyme sind in recht großer Menge im Stratum basale der Mucosa zu finden. Nach apikal zu nimmt die Aktivität bis in die Nähe des Stratum corneum stetig ab. Im Stratum corneum selbst ist keinerlei Succinodehydrase- oder Cytochromoxydase-Aktivität zu erkennen. Eine hohe Atmungsenzym-Aktivität ist bekanntlich auch in anderen verhornenden und nicht keratinisierenden Häuten zu beobachten und wird als kausal verknüpft mit der hier zu beobachtenden Zellteilungsaktivität angesehen (Montagna u. Ellis 1962). Da die starke mechanische Belastung des Pansenepithels einen schnellen Ersatz für das abschilfernde Zellmaterial erfordert, entspricht das gehäufte Auftreten von Atmungsenzymen in den unteren Zellagen der Mucosa durchaus den Erwartungen.

Aminoxydase (Abb. 2). Ebenso wie bei der Succinodehydrase, deren Aktivität von basal nach apikal in der Mucosa abnimmt, nimmt auch die

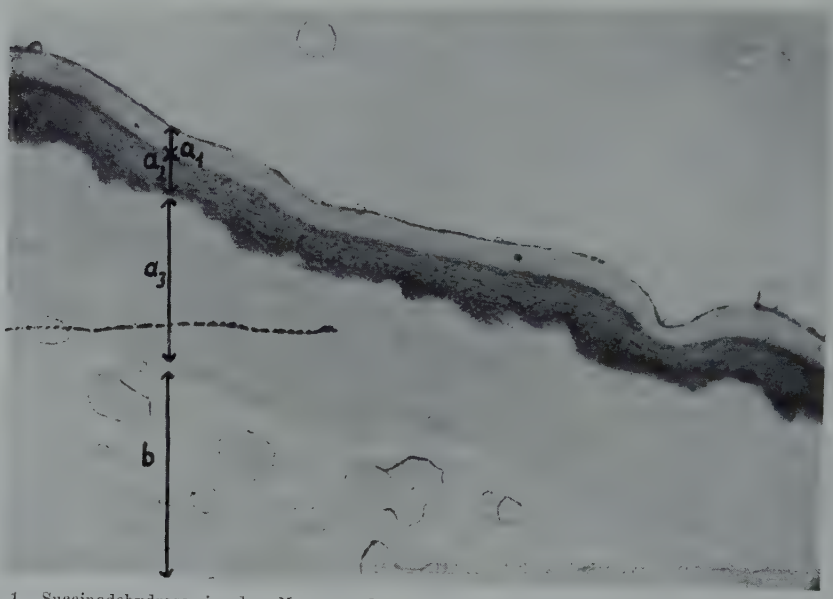


Abb. 1. Succinodehydrase in der Magenwand von Camelus bactrianus L. a = Tunica mucosa. a_1 = Stratum corneum der Lamina epithelialis. a_2 = Stratum germinativum der Lamina epithelialis. a_3 = Lamina propria mucosa. b = Tela submucosa. Vergr. in allen Abbildungen 50×

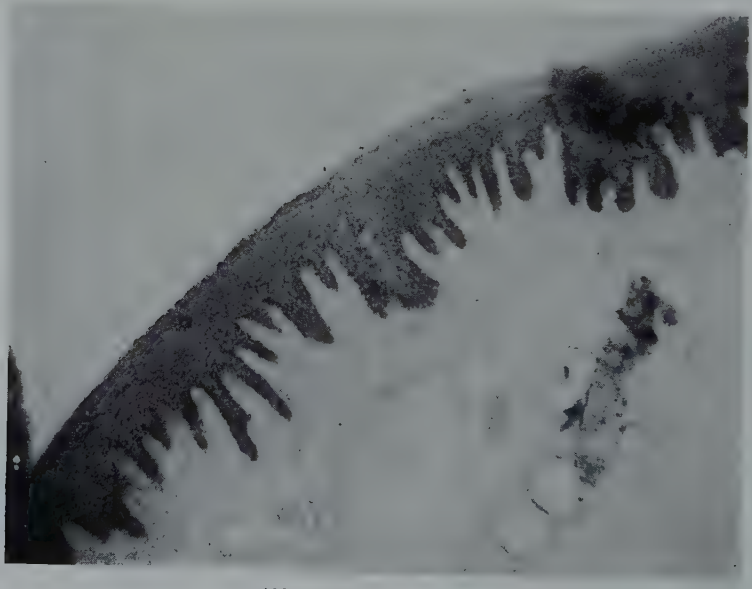


Abb. 2. Monoaminoxydase

Aminoxydase-Aktivität vom Stratum basale bis zum Stratum granulosum ab. und im Stratum corneum ist dieses Enzym — ebenso wie die Atmungsenzyme — nicht in nachweisbarer Menge enthalten. Montagna und Ellis

(1962) haben fast stets eine enge Kopplung des Auftretens von Aminoxydase und Succinodehydrase beobachtet, und die Befunde an der Mucosa des Kamelpansens bestätigen dies.

Alkalische Phosphatase (Abb. 3). Dieses Enzym kommt ausschließlich in den Gefäßkapillaren der Lamina propriamucosae und der Tela submucosa vor, das eigentliche Pansenepithel ist dagegen frei von ihm. Die Vaskularisierung im Grenzgebiet zwischen der Lamina epithelialis und der L.

Abb. 3. Alkalische Phosphatase

propriamucosae ist nur schwach ausgebildet und hält keinem Vergleich stand mit der starken Kapillarisierung, welche in den Pansenzotten der Giraffe oder des Rindes zu beobachten ist (SCHULZ 1962, 1962a). Es ist dieser Befund wohl als Zeichen für eine nur geringe absorptive Tätigkeit der Vormagenmucosa des Trampeltieres zu werten.

Saure Phosphatase (Abb. 4). Im gesamten Gebiet zwischen der Basalschicht und dem Stratum corneum ist saure Phosphatase in mehr oder weniger großen Mengen zu finden. Während die Basalschicht nur mäßig große Phosphatase-Aktivitäten aufweist, ist in einer schmalen Zone in der Nähe des Stratum granulosum eine extrem starke Enzymaktivität festzustellen. Eine weitgehend gleiche Verteilung haben auch MORETTI und MESCON (1956) in der normalen Haut des Menschen und von Säugetieren festgestellt, so daß zunächst angenommen werden könnte, daß die saure Phosphatase ein notwendiges Glied in der Kette der für die Verhornung erforderlichen En-

zyme ist. Das scheint aber nicht der Fall zu sein, da saure Phosphatase nach den Untersuchungen von BEJDEL (1954) über Verhornungsvorgänge beim Menschen im Hyponchium des Fingernagels „nur eine dünne Aktivitätszone an der Basis" bildet, „welche gegen die Mitte des Stratum germinativum verschwindet. Außerdem ist ein dünner, deutlich begrenzter Streifen von mittlerer Aktivität an der oberen Grenze des Stratum granulosum zu sehen" (BEJDEL 1954).

Abb. 4. Saure Phosphatase

α-Naphthylacetat-Esterase (Abb. 5). Ebenso wie die saure Phosphatase ist auch α-Naphthylacetat-Esterase in der gesamten Lamina epithelialis enthalten, wobei die höchsten Enzymaktivitäten zwischen dem Stratum basale und dem Stratum granulosum zu beobachten sind. Eine ähnliche Verteilung sei auch von ARVY (1962) und SCHULZ (1962) im Pansen von Ruminantiern festgestellt und dürfte in engem Zusammenhang stehen mit der Resorption von Fettsäuren aus dem Magenlumen (SCHULZ 1962). Hervorgehoben sei jedoch, daß die Aktivität der α-Naphthylacetatesterase in der Mucosa des Kamels wesentlich geringer ist als in den Pansenzotten des Rindes oder der Giraffe. Während z. B. beim Rind schon nach einer nur wenige Sekunden betragenden Inkubation eine kräftige Reaktion zu erkennen ist, treten die ersten Reaktionsprodukte in der Mucosa des Kamels erst nach einigen Minuten deutlich in Erscheinung.

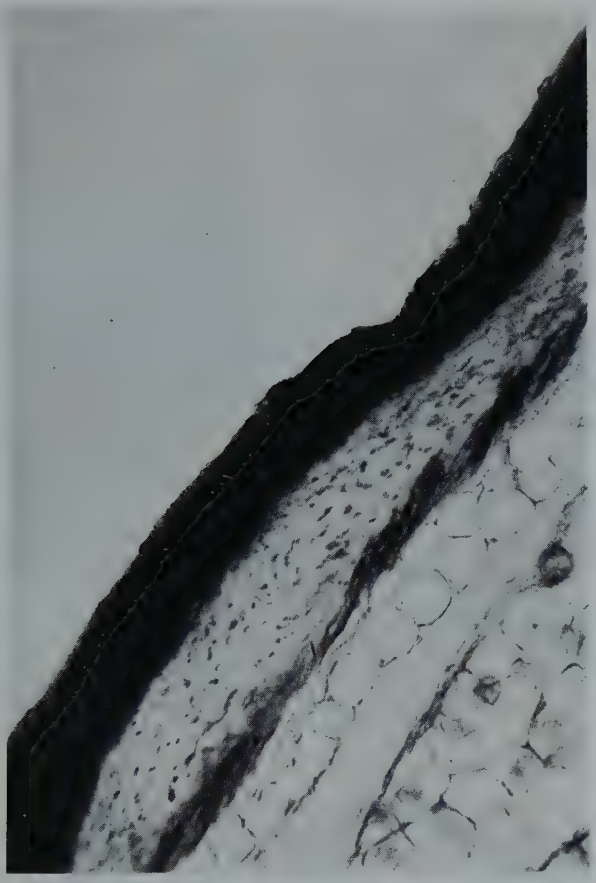


Abb. 5. α-Naphthylacetatesterase

Carboanhydrase (Abb. 6). Auch Carboanhydrase ist — ebenso wie bei der Giraffe und dem Rind (SCHULZ 1962ff.) — in fast allen Schichten der Mucosa vorhanden. Dieses Enzym verdient besonderes Interesse, da seine Anwesenheit die Grundlage bildet für Ionenaustauschvorgänge durch die Mucosa.

Lipide und Fettsäuren. Mit Sudan III färben sich fast ausschließlich die großen submucösen Fettlager an, in der eigentlichen Mucosa ist dagegen fast keine Reaktion zu erkennen. Im Gegensatz zur Färbung mit Sudan III ist bei Tinktion mit Sudanschwarz B (Abb. 7) in der gesamten Mucosa — mit Ausnahme der Lamina propria mucosae — eine kräftige Anfärbung zu erzielen, welche durch vorhergehende Extraktion mit Alkohol-Chloroform weitgehend unterdrückt werden kann.

Fettsäuren (Abb. 8). Freie Fettsäuren sind — ebenso wie die mit Sudanschwarz B darstellbaren Lipide — in der gesamten Mucosa vertreten. Im Stratum corneum ist jedoch der Gehalt an Fettsäuren wesentlich geringer

als im Stratum germinativum, wo seinerseits eine Konzentration dieser Stoffgruppe in der Nähe des Stratum granulosum zu erkennen ist.

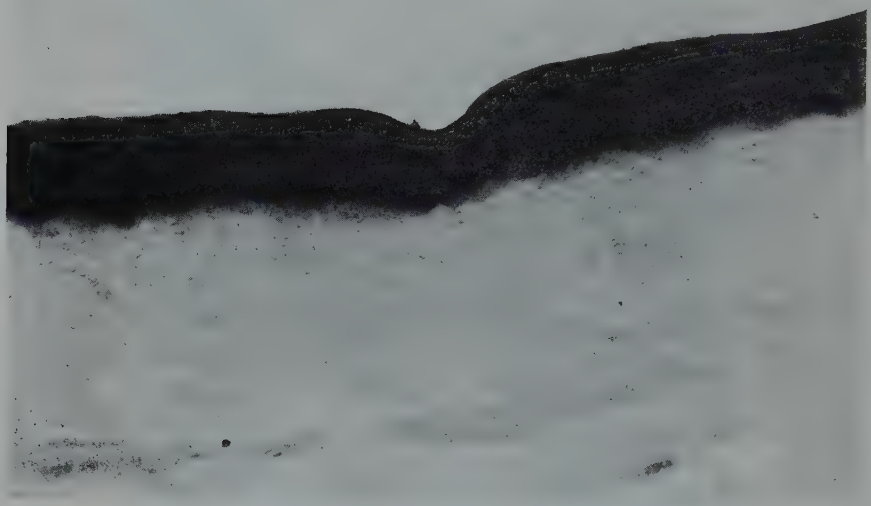


Abb. 6. Carboanhydrase

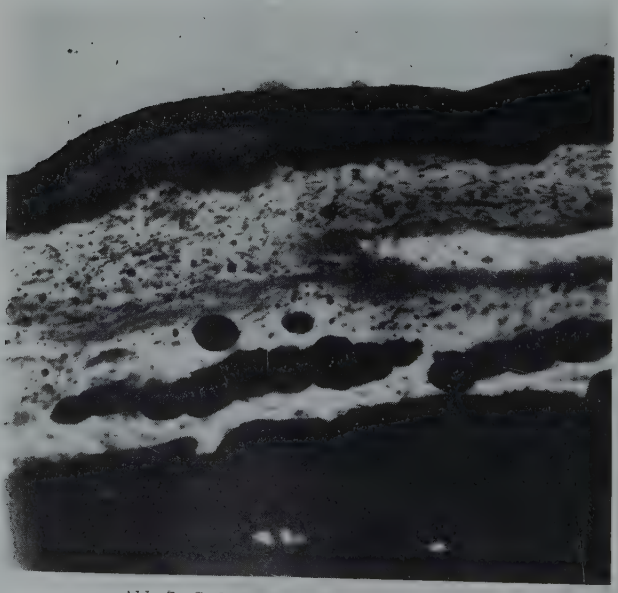


Abb. 7. Sudanschwarz-B-anfärbbare Lipide

Plasmal (Abb. 9). Während die mit Sudanschwarz B anfärbbaren Lipide auch noch im Stratum corneum nachzuweisen sind, ist die kräftige Plasmalreaktion auf das Stratum germinativum beschränkt.

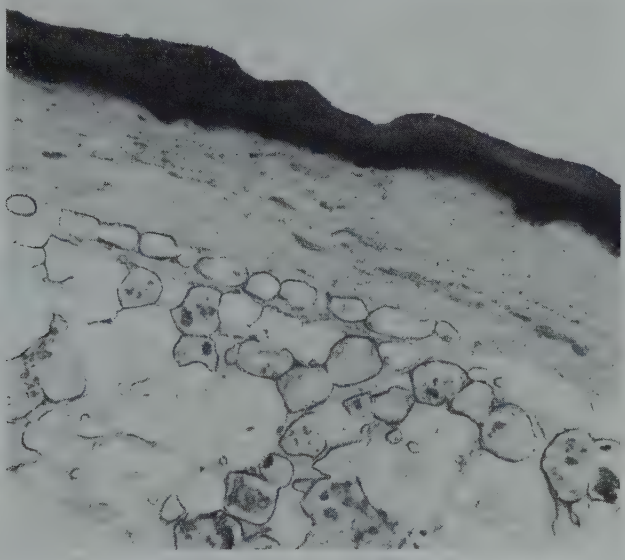


Abb. 8. Fettsäure-Darstellung nach Fischler

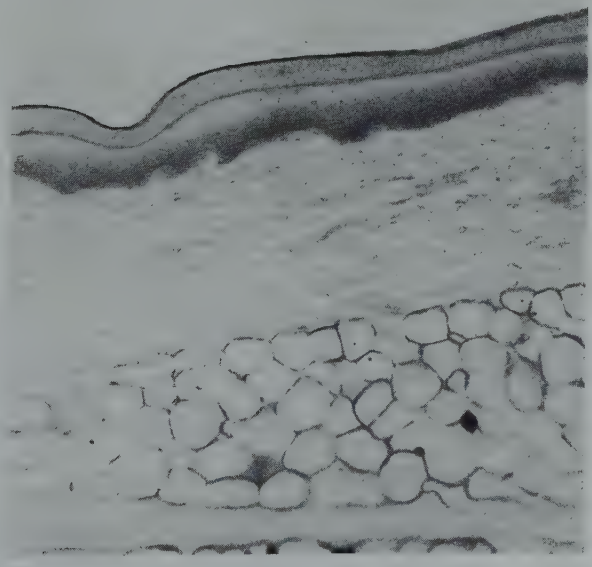


Abb. 9. Plasmalreaktion nach Hayes

IV. Diskussion und Zusammenfassung

Die Konzentration hydrolytischer Enzyme (saure Phosphatase, α-Naphthylacetat-Esterase) sowie Carboanhydrase in der Lamina epithelialis der Pansenmucosa des Kamels in Verbindung mit der Tatsache, daß fast die gesamte Mucosa reichlich Lipide und Fettsäuren enthält, zeigt an, daß in der Pansenmucosa des Kamels lebhafte Lipidumsetzungen und Ionenaustauschvorgänge stattfinden. Da die topografische Anordnung der intrazellulären Enzyme und Lipide weitgehend identisch ist mit derjenigen, welche auch in der Mucosa der Ruminantier in früheren Untersuchungen festgestellt wurden (Schulz 1962 a, b), darf angenommen werden, daß auch bei den nicht zu den Ruminantiern gehörenden Tylopoden die Pansenwand zur Resorption von Nährstoffen aus dem Pansenlumen befähigt ist und daß der Weitertransport der resorbierten Stoffe innerhalb der Mucosa enzymatisch gesteuert wird. Die verhältnismäßig geringe Vaskularisierung, das Fehlen von Pansenzotten sowie die im Vergleich mit den Verhältnissen bei den echten Ruminantiern schwache Esterase-Aktivität im Gebiet der Mucosa läßt jedoch den Schluß zu, daß bei den Tylopoda Illiger 1811 der Umfang des Stoffumsatzes wesentlich geringer ist als bei den Ruminantia Scopoli 1777.

Schrifttum

Arvy, L.: Histochemie des enzymes impliqués dans la digestion dans la série animale. Handb. Histochem. VII/2, Fischer, Stuttgart 1962.

Bejdel, W.: Die sauren Phosphatasen in Haut und Vagina des Menschen und ihre Bedeutung für die Verhornung. Z. Zellforsch. **40** (1954).

Bohlken, H.: Remarks on the stomach and the systematic position of the Tylopoda. Proc. Zool. Soc. London **134** (1960).

Dobson, A.: Active transport through the epithelium of the reticulum rumen sac. J. Physiol. **146** (1959).

Hansen, A., und K. Schmidt-Nielsen: On the stomach of the Camel with special reference to the structure of its mucous membrane. Acta anatomica **31** (1957).

Montagna, W., und R. A. Ellis: Histochemistry of enzymes in the skin. Handb. Histochem. VII/2, Fischer, Stuttgart 1962.

Moretti, G., und H. Mescon: A chemical-histochemical evaluation of acid phosphatase activity in human skin. J. Histochem. Cytochem. **4** (1956).

Müller, H.-J.: Neuere Befunde zur Anatomie der Tylopoden und ihre Bedeutung für die Systematik. Zool. Anz. **168** (1962) 124—129.

Orth, A., und W. Kaufmann: Die Verdauung im Pansen und ihre Bedeutung für die Fütterung der Wiederkäuer. Parey, Hamburg-Berlin 1961.

Pearse, A.: Histochemistry, theoretical and applied. Churchill, London 1960.

Phillipson, A. T., und D. P. Cuthbertson: Modern concepts of rumen digestion and metabolism. Festschr. VIII. internat. Tierzuchtkongreß, Madrid 1956.

Schulz, H.: Mikroskopisch-anatomischer Bau und Enzymbestand der Pansenzotten von Giraffa camelopardalis L. Zool. Anz. **169** (1962).

— Histo-enzymologische Beobachtungen an den Pansenzotten des Rindes. Zool. Anz. **169** (1962).

Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. **85** (1945).

Aus dem Zoologischen Institut und dem Institut für Medizinische Physik der Universität Münster (Westf.)

Doppelmißbildung einer Vorderextremität bei *Rana temporaria L.*

Von

H. Rahmann, W. Engels und H. J. Grüter[1]

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 15. August 1962)

Im Zwillbrocker Venn, einem Moorgebiet im Kreise Ahaus (Westf.) fanden wir Ende Mai einen einjährigen Grasfrosch (*Rana temporaria* L.), der eine Verdopplung der rechten Vorderextremität sowie eines Fingers zeigte. Trotz der Mißbildung schien das Tier in seiner Bewegungsfähigkeit nicht wesentlich behindert zu sein. Es wird seitdem unter Laborbedingungen gehalten und zeigt gutes Wachstum. Da bei Anuren im Gegensatz zu den Urodelen teratologische Bildungen relativ selten auftreten, schien uns eine genauere Untersuchung dieses Falles im Hinblick auf entwicklungsphysiologische Fragen von Interesse.

Befunde

Wenige Tage nach dem Fund wies das 2 g schwere Tiere eine Kopf-Rumpf-Länge von 30 mm auf. Von der normal ausgebildeten linken Vorderextremität zeigte der Unterarm von der äußeren Spitze des Humerus-Radioulnar-Gelenkes bis zum Ende der 4. Phalange eine Gesamtlänge von 11 mm. Dasselbe Maß hatte der entsprechende, nach vorn gerichtete und äußerlich normal erscheinende Teil der rechten Extremität (vgl. Abb. 1). Von der Spitze des 4. Phalangen dieses Extremitätenteils bis zur Spitze des längsten der nach hinten gerichteten Verdopplung des Unterarmes waren es 24 mm (Abb. 2). Am letzteren Abschnitt sind insgesamt 6 freie Phalangenenden zu erkennen, von denen die 3. und 4. eine gemeinsame Wurzel aufweisen (Abb. 3).

In Ruhestellung stützt sich der Frosch auf den normal ausgebildeten Vorderabschnitt der mißgebildeten Extremität. Die Verdopplung wird dabei schräg nach hinten außen abgestreckt und liegt der Unterlage meist nicht auf. In Aquarienecken sitzend, verwendet das Tier auch den akzessorischen Extremitätenteil zum Abstützen an den Wänden. Beim Laufen und Springen benutzt der Frosch weitgehend den normal ausgeprägten Unterarm, wobei die Mißbildung schräg nach außen abgestreckt bleibt. Besonders hinderlich scheint die Mißbildung nicht zu sein, da das Tier Sprungweiten von 25 bis 40 cm erzielt. Beim Schwimmen gebraucht der Frosch den doppelten rechten

[1] Dr. H. Rahmann und W. Engels, Zoologisches Institut, Münster (Westf.), Badestraße 9, und Dr. H. J. Grüter, Institut für Medizinische Physik, Münster (Westf.), Hüfferstr. 68.

Abb. 1

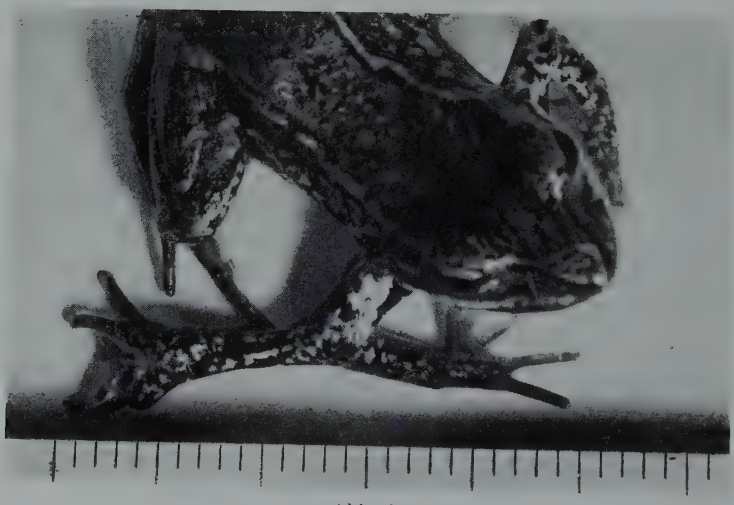


Abb. 2

Arm nahezu überhaupt nicht, sondern die Schwimmbewegungen werden mit dem linken Arm ausgeführt. Lediglich bei Kontaktnahme mit einer Aquariumwand dient der normal gebildete vordere Teil der rechten Doppelbildung dem Tasten.

Die röntgenografische Darstellung (40 kV, 3 mA, nach vorausgegangener Pernocton-Narkose mit 80 mg/kg Körpergewicht s. c.) erbrachte folgende Befunde. Der äußerlich einfach erscheinende Oberarm ist im Skelett doppelt angelegt (Abb. 4). Der dem nach vorn gerichteten, normalen

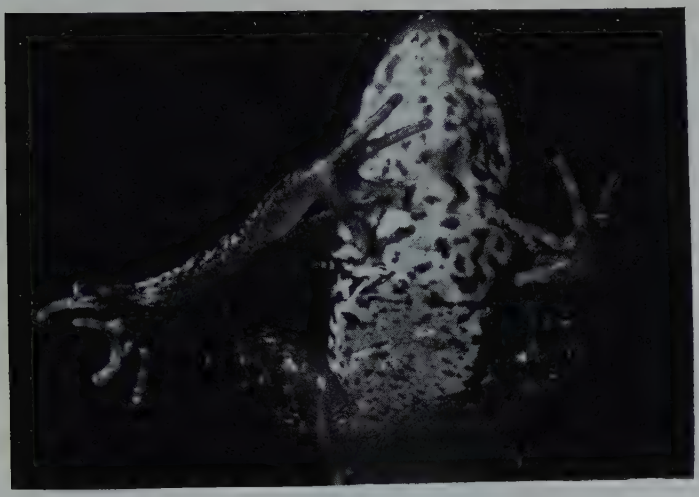


Abb. 3

Unterarmteil zugeordnete Humerus ist in typischer Form ausgebildet und ist der Scapula normal eingelenkt. Im Gegensatz hierzu liegt das Caput humeri des zweiten Oberarms, der vermutlich mit dem ersten im distalen Abschnitt streckenweise verwachsen ist, ohne Gelenk frei. Außerdem zeigt sein distales Gelenkende eine abnorme Verbreiterung. Dieser entspricht wiederum eine Verbreiterung der anschließenden Radioulna, die im Vergleich zum normal gestalteten Unterarm kräftiger ausgebildet ist. Bei dem derzeitigen Verknöcherungszustand sind Ausbildung und Lage der einzelnen Carpalia noch nicht eindeutig zu erkennen. Bisher zeigt sich lediglich eine seriale Anordnung einzelner Knochenelemente in zwei Reihen. Weiterhin ist der distale Handabschnitt völlig abnorm ausgebildet, in dem 5 Metacarpalia etwa gleichmäßig stark ausgeprägt sind, 4 von diesen tragen Finger, die aus zu 3 Phalangengliedern bestehen. Das mittlere Metacarpale trägt dagegen einen gabelförmigen Doppelfinger aus je 2 Phalangengliedern. Insgesamt ist dieser zusätzliche Unterarmteil symmetrisch gebaut. Der nach vorn gerichtete Extremitätenast zeigt dagegen durchaus normale anatomische Verhältnisse.

Diskussion

Wie einleitend erwähnt, sind bei Anuren Mißbildungen weitaus seltener als bei Urodelen, von denen eine große Zahl natürlich aufgetretener und vor allem experimentell in Transplantations- und Regenerationsversuchen erzeugter Teratologien bekannt ist (NASSONOV 1930). Wie schon SPALLANZANI 1769 feststellte, ist die Ursache hierfür in dem unterschiedlich stark ausgeprägten Regenerationsvermögen der beiden Ordnungen zu sehen (vgl. auch FRITSCH 1911). Nach neueren Untersuchungen (vgl. HADORN 1961) wird das Auswachsen eines Regenerationsblastems bei Anuren durch schnelle Nar-

Abb. 4

benbildung unterbunden. BARFURTH (1895a) und BORSSUK (1935) fanden bei Amputationen der Hinterbeine von *Rana*-Kaulquappen, daß ein Nachwachsen dieser Extremitäten nur bei jüngeren Larven erfolgte. BRAUS (1905), TORNIER (1905), FILATOW (1933) erzeugten experimentell überzählige Hintergliedmaßen bei verschiedenen Froschlurchen. Weitere natürliche Funde excessiver Mehrfachbildungen (STROHL 1929) von Extremitäten beschrieben LEYDIG (1877), BARFURTH (1895b), SCHWALBE (1906) und FREYTAG (1941, 1952), von denen jedoch nur die beiden letzteren an Hand von Röntgenfotos nähere Angaben über die osteologischen Verhältnisse machen. Dabei stimmt der von FREYTAG (1952) beschriebene, 9beinige Wasserfrosch (*Rana esculenta*) mit unserm Fund insofern überein, als die doppelt ausgebildeten Humeri in einem Oberarm mit gemeinsamer Hauthülle stecken.

Über experimentell erzeugte Abänderungen von Zahl und Anordnung der Mittelhandknochen von Urodelen berichten die Arbeiten von FRITSCH (1911), BRUNST (1932) und DÜRKEN (1911). BARFURTH (1895b) sowie FRITSCH beobachteten wiederum bei Urodelen eine hyperregenerative Vermehrung der Phalangenzahl. FRITSCH beschrieb von *Triton* die Bildung einer polydactylen Handverdopplung nach Spaltung eines amputierten Unterarmstumpfes. Die in unserm Fall festzustellende dichotome Gliedteilung des mittleren Fingers der Doppelhand ist von FRITSCH ebenfalls für ein Molchregenerat beschrieben worden; dort wird als mögliche Ursache eine mechanische Verletzung angenommen.

Über Zeitpunkt und mögliche Kausalfaktoren der Entstehung der von uns beschriebenen Mißbildung können nur Vermutungen geäußert werden. Nach KOPSCH (1952) werden beim Grasfrosch in der Entwicklung der Vorderextremitäten innerhalb der Kiemenhöhle Scapula, Humerus, Ulna und Radius schon relativ früh knorpelig angelegt. Nach FILATOW (1933) besitzen bei *Rana esculenta* Teile sowohl des Epithels als auch des darunterliegenden Mesenchyms auf dem Stadium der Extremitätenknospe die Fähigkeit, vollständige Anlagen zu ergänzen. Nach BARFURTH (1895a u. b) ist eine Superregeneration um so häufiger, je proximaler eine Amputationsstelle liegt; sie ist bei *Rana* nur bei jungen Larven möglich. Bei Urodelen erzielte FRITSCH die Regeneration einer vollständigen Extremität auch nach Entfernung des Schultergürtels. SCHWALBE (1906) zitierte nach TORNIER einen Fall von Superregeneration bei *Rana esculenta*, wo nach Bruch der Scapula auf frühen Jugendstadien 3 rechte Vorderextremitäten nebeneinander entstanden.

Es ist demnach wahrscheinlich, daß die von uns an einem Grasfrosch beobachtete Verdopplung des rechten Unterarmes auf der ebenfalls doppelten Anlage des Humerus beruht. Diese ist möglicherweise das Ergebnis hyperregenerativer Vorgänge, für die eine Beeinflussung der Extremitätenanlage im Sinne einer Schaffung mehrerer Regenerationszentren schon auf relativ frühen ontogenetischen Stadien als Ursache angenommen werden darf. Die dichotome Gliedteilung des mittleren Fingers der Doppelhand ist nicht ohne weiteres zu erklären. Sie könnte eventuell als Hinweis darauf angesehen werden, daß alle Verdopplungen der Extremität auf eine Erbanlage zurückzuführen seien. Wahrscheinlicher ist aber wohl die Annahme einer Verletzung auf frühen Stadien mit primärer Auswirkung an Ober- und Unterarm und sekundärer Auswirkung an dem genannten Finger. Schließlich kommt auch eine zweimalige Verletzung als Ursache der doppelten Hyperregeneration in Frage.

Zusammenfassung

Eine bei Anuren sehr seltene Doppelmißbildung einer Vorderextremität eines Grasfrosches (*Rana temporaria* L.) wird morphologisch auf Grund eines Röntgenbildes beschrieben und hinsichtlich ihrer möglichen Verursachung diskutiert. Verdoppelt waren Humerus, Radius und Ulna. An einer Hand fand sich ein 5. Finger, der zudem 2 Phalangenäste aufwies. Es werden An-

gaben über das Verhalten des Tieres gemacht, welches offensichtlich nur wenig behindert ist.

Schrifttum

Barfurth, D.: Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Roux' Arch. Entwicklungsmech. **1** (1895 a) 117—123.

— Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile (Polydaktylie) bei den Amphibien. Roux' Arch. Entwicklungsmech. **1** (1895 b) 91—116.

Borssuk, R. A.: Untersuchung des Verlustes der Regenerationsfähigkeit der hinteren Extremität von *Rana temporaria*. Roux' Arch. Entwicklungsmech. **133** (1935) 349—356.

Braus, H.: Experimentelle Beiträge zur Frage der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz. **26** (1905) 433—479.

Brunst, V.: Über die Bedeutung der Funktion für die definitive Skeletbildung der Extremitäten bei der Regeneration. Roux' Arch. Entwicklungsmech. **125** (1932) 640—662.

Dürken, B.: Über frühzeitige Exstirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch. Z. wiss. Zool. **99** (1911) 189—355.

Filatow, D.: Über die Bildung des Anfangsstadiums bei der Extremitätenentwicklung. Roux' Arch. Entwicklungsmech. **127** (1933) 776—802.

Freytag, G. E.: Eine 6beinige Knoblauchkröte. Wschr. Aquar.-Terrarkd. **38** (1941) 325—326.

— Über einen jungen Wasserfrosch mit fünf überzähligen Gliedmaßenanlagen an drei Beinen. Zool. Garten **19** (1952) 154—157.

Fritsch, C.: Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmaßenskelets der Amphibien. Zool. Jb., allg. Zool. Physiol. **30** (1911) 377—472.

Hadorn, E.: Experimentelle Entwicklungsforschung an Amphibien. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1961.

Kopsch, F.: Die Entwicklung des braunen Grasfrosches *Rana fusca* Roesel. Stuttgart 1952.

Leydig, F.: Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.

Nassonov, N. V.: Die Regeneration der Axolotlextremitäten nach Ligaturanlegung. Roux' Arch. Entwicklungsmech. **121** (1930) 639—657.

Schwalbe, E.: Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. I. Teil. Jena 1906.

Spallanzani, L.: Physikalische und mathematische Abhandlungen. Leipzig 1769.

Strohl, J.: Mißbildungen im Tier- und Pflanzenreich. Jena 1929.

Tornier, G.: An Knoblauchkröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen. Roux' Arch. Entwicklungsmech. **20** (1905) 76—124.

Aus dem Zoologischen Institut der Friedrich-Schiller-Universität Jena
(Direktor: Prof. Dr. M. Gersch)

Neurosekretorische Zellen im Cerebralganglion von *Dicrocoelium lanceatum* St. u. H. (Trematoda-Digena)

Von

Joachim Ude[1]

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 20. August 1962)

Über das Vorkommen neurosekretorischer Zellen bei Evertebraten liegen heute Arbeiten aus fast allen Tierstämmen vor, mit deutlicher Bevorzugung der Arthropoden und Mollusken. Ausgehend von zusammenfassenden und prinzipiellen Anschauungen über die Funktion des neurosekretorischen Systems (Gersch 1959), ist neurosekretorische Tätigkeit auch bei Tierformen mit einem primitiven Markstrangsystem zu erwarten. Aus dieser Sicht ist es von besonderem Interesse, die Verhältnisse bei parasitischen Plathelminthen zu erkunden, die auch deshalb Aufmerksamkeit verdienen, da die bis heute bekannten Arbeiten in dieser Hinsicht sich ausschließlich auf Turbellarien beziehen (Turner 1946, Lender u. Klein 1961, Ude noch unveröffentlicht). Diese Gelegenheit ergab sich bei digenen Trematoden. Für die vorliegenden Untersuchungen standen frisch aus der infizierten Leber eines Schafes gewonnene *Dicrocoelium lanceatum* zur Verfügung, die nach Bouin fixiert wurden. Gefärbt wurde mit Paraldehyd-Fuchsin nach Gabe (Modifikation nach Hubl) und mit Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin nach Gomori. Mit beiden Methoden wurden am hinteren ventralen Rande des Cerebralganglions, an der Austrittsstelle der ventralen Längsnervenstränge (Bettendorf 1897) auf jeder Seite je eine Zelle mit großem runden Kern und einem deutlich sichtbaren Nucleolus festgestellt (Abb. 1). Diese Zellen enthalten Neurosekret in Form von feinen Granula, die über den ganzen Zellkörper fast gleichmäßig verteilt sind (Abb. 2). Das Sekret setzt sich in den Axontrichter fort und ist bis in die Fasermasse des Gehirnes hinein zu verfolgen. Die relative Primitivität des Nervensystems macht es wahrscheinlich, daß außer diesen beiden Zellen noch weitere, sicher auch im Bauchmarkstrang, zu erwarten sind, wie das auch bei Turbellarien festgestellt werden konnte. Endgültiger Aufschluß über diese Frage muß einer umfassenden Arbeit vorbehalten bleiben. Außer diesen beiden Zellen konnten in den Bauchmarksträngen neurosekretorische Bahnen beobachtet werden, die fast durch das ganze Tier fortlaufend zu verfolgen sind und in kürzeren Abständen Herring-Körpern ähnliche Auftreibungen zeigen (Abb. 3). Eine Verbindung dieser Bahnen mit den neurosekretorischen Zellen des Cerebral-

[1] J. Ude, Zoologisches Institut der Friedrich-Schiller-Universität Jena.

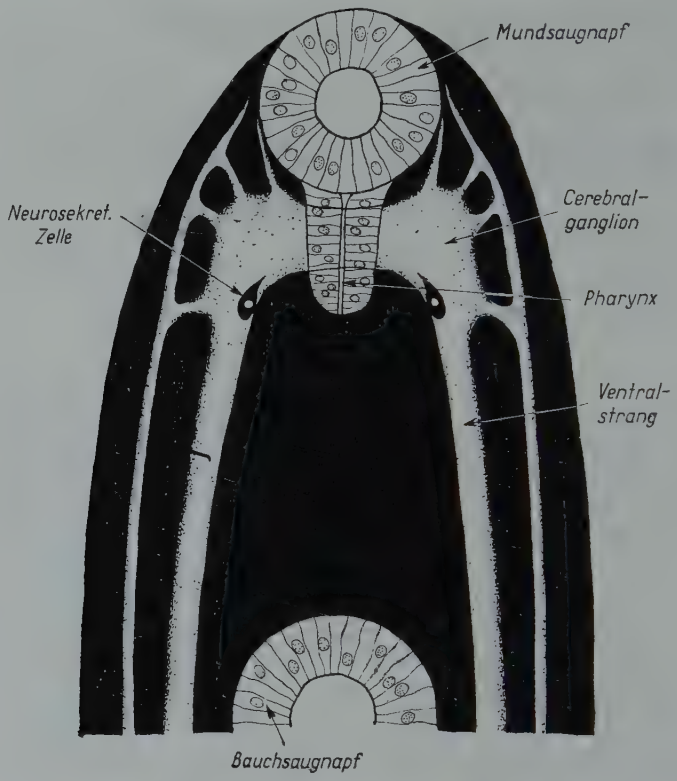


Abb. 1. Übersicht über das Nervensystem von *Dicrocoelium lanceatum*. Schematisch in Anlehnung an BETTENDORF

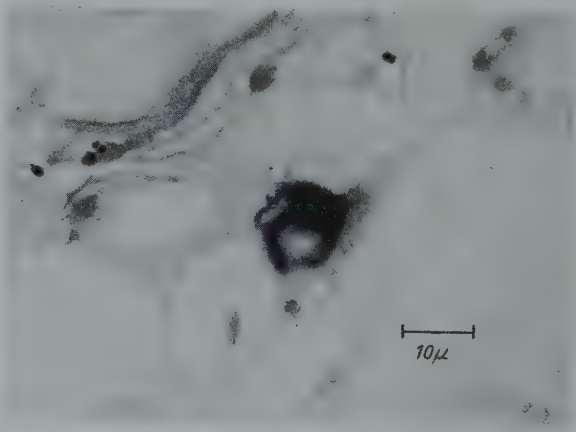


Abb. 2. Neurosekretorische Zelle aus dem Cerebralganglion. (Bouin-Paraldehyd-Fuchsin)

ganglions ist wahrscheinlich. Sie war jedoch bei den vorliegenden Untersuchungen nicht feststellbar. Neben den Sekretbahnen traten, ebenfalls in den

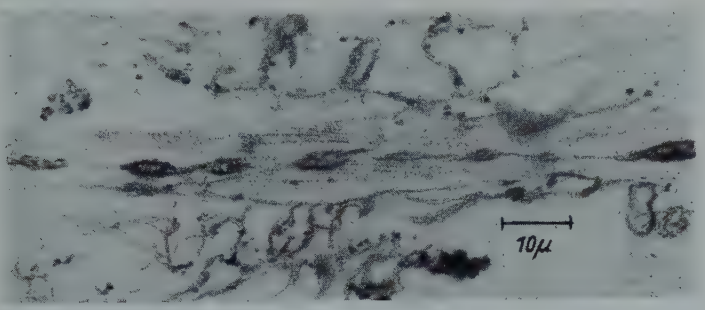


Abb. 3. Sekretbahn aus dem Bauchmarkstrang (Bouin-Paraldehyd-Fuchsin). Phot. Filter VG 4

Bauchmarksträngen, spaltförmige Hohlräume auf. Diese enthielten, meistens an der Peripherie gelegen, Sekrettröpfchen von 1 bis 3 μm Durchmesser, die alle homogen angefärbt waren (Abb. 4). Auf Grund der Ähnlichkeit dieser Spalträume mit gleichartigen Gebilden bei Turbellarien (Ude noch unveröffentlicht) könnten sie als primäre Sekretspeicher gedeutet werden. Der Nachweis neurosekretorischer Zellen im Nervensystem von *Dicrocoelium*

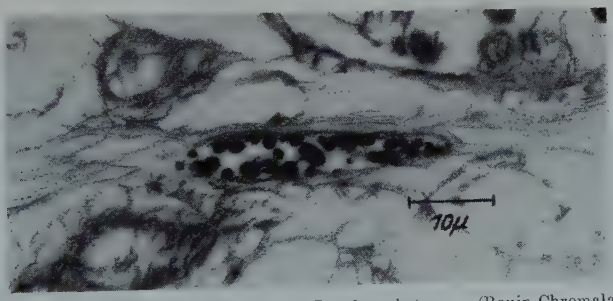


Abb. 4. Mit Sekrettropfen gefüllter Spaltraum im Bauchmarkstrang. (Bouin-Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin)

lanceatum bestätigt die unter anderem auch schon bei Nematoden gemachte Feststellung (Gersch u. Scheffel 1958), daß neurosekretorische Tätigkeit auch bei Tierformen mit einem ausgeprägten Marksstrangsystem vorhanden ist, was als eine weitere Stütze für die Ansicht von der möglichen Herausbildung des hormonalen Systems aus dem Nervensystem gelten kann (Gersch 1959).

Schrifttum

Bettendorf, H.: Zool. Jb. Morph. **10** (1897) 307—358.
Gersch, M.: Zool. Anz. Suppl. **22** (1959) 40—76.
— und H. Scheffel: Naturwiss. **45** (1958) 345—346.
Lender, Th., und N. Klein: C. R. Acad. Sci. **253** (1961) 331—333.
Turner, R. S.: J. comp. Neurol. 88 (1946) 53—65.

Aus dem Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig

Das Paarungsverhalten des malaischen Höhlentausendfußes Thereuopoda decipiens cavernicola Verhoeff (Scutigeromorpha, Chilopoda)

Von

Hans Klingel[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 25. Juli 1962)

Vergleichend ethologische Untersuchungen an Chilopoden haben in den letzten Jahren gezeigt, daß bei allen 4 Untergruppen der Samen in Spermatophoren vom ♂ auf das ♀ übertragen wird (1, 2, 3, 4, 5).

Während einer verhaltensbiologischen Forschungsreise durch Südostasien[2] konnte jetzt auch der bisher unbekannte Übertragungsmodus von *Thereuopoda decipiens cavernicola* beobachtet werden.

Zu Beginn des Paarungsspiels betrillern sich die Partner gegenseitig mit den Antennen und den vorderen 4 Beinpaaren. Dann schiebt sich das ♂ seitwärtsgehend unter den erhobenen Vorderkörper des ♀. Das ♂ knickst 3- bis 5mal, d. h. es läßt sich ruckartig auf den Boden nieder und schnellt wieder hoch und setzt schließlich eine Spermatophore auf den Boden ab. Nun geht es in engem Halbkreis um das ♀ herum, legt seine vorderen Beine von der Seite auf dessen Rücken und schiebt so das ♀ vorwärts-seitwärts über die Spermatophore hinweg, bis sich diese zwischen den jetzt hintereinanderstehenden Partnern befindet. Dann ergreift das ♂ die Spermatophore mit den Kieferfüßen, hebt sie vom Boden ab und steckt sie an die Geschlechtsöffnung des ♀ (Abb. 1). Das ♀ hat dabei sein Hinterende, das ♂ sein Vorderende hochgehoben; mit seinen vorderen Beinpaaren hat es losen Kontakt zu den hinteren Beinpaaren des ♀.

Danach lassen die Partner voneinander. Das ♀ trägt die Spermatophore noch einige Stunden lang am Hinterende mit sich herum (Abb. 2) und frißt schließlich, nachdem es offenbar die Spermien aus der Spermatophore aufgenommen hat, den Spermatophorenrest auf.

Die Spermatophore wird erst am Hinterende des ♂ gebildet. Zunächst erscheint an der männlichen Geschlechtsöffnung ein kleiner Sekrettropfen, der sich langsam vergrößert und in den nach etwa 30 s ein Spermienpfropf hineingestoßen wird. Dieser Spermienpfropf ragt auf einer Seite 2 mm aus dem Sekretmantel heraus. Bei der Übertragung weist er nach vorn und wird

[1] Dr. Hans Klingel, Zoologisches Institut, Braunschweig, Pockelsstr. 10 a.

[2] Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Unterstützung meiner Reise, Herrn Prof. J. Hendrikson für die Gewährung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut der Universität von Malaya in Kuala Lumpur.

Abb. 1. Die Partner bei der Übertragung der Spermatophore; links das ♂, rechts das ♀ mit der Spermatophore am Hinterende

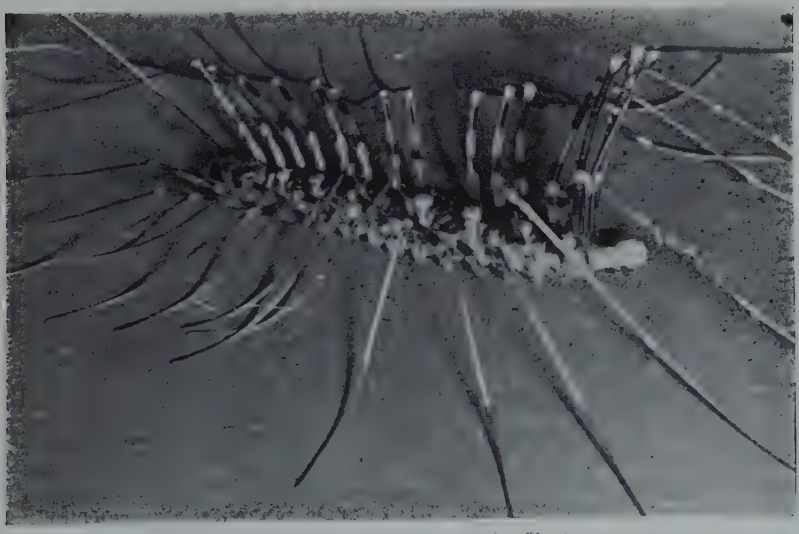


Abb. 2. ♀ mit Spermatophore nach der Übertragung

in die Geschlechtsöffnung des ♀ aufgenommen. Die Spermatophore ist zitronenförmig, etwa 7 mm lang, 3,5 mm breit und 3 mm hoch.

Diese Art der Samenübertragung mit den Mundwerkzeugen stellt innerhalb der Chilopoden einen Sonderfall dar. Sie erinnert aber an den Übertragungsmodus der Spinnen. Es ist zu erwarten, daß auch bei *Scutigera coleoptrata* eine ähnliche Übertragungsweise zu finden ist.

Schrifttum

Klingel, H.: Naturwissenschaften **43** (1956) 311.
— Ebenda **44** (1957) 338.
— Verh. dtsch. zool. Ges. in Münster 1959.
— Naturwissenschaften **46** (1959) 632—633.
— Z. Tierpsychol. **17** (1960) 11—30.

Aus dem Lehrstuhl für Zoologie der Universität Cluj
(Vorstand des Lehrstuhls: Prof. Dr. V. Radu)

Untersuchungen über die Systematik der Blindschleiche (*Anguis fragilis* L.) in Rumänien

Von

Bogdan Stugren[1], Ion E. Fuhn und Nicolae Popovici

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 4. Juli 1962)

Die rumänische Blindschleiche wurde von Kiritescu (1930) und Călinescu (1931) als *Anguis fragilis fragilis* L., dagegen von Fuhn (1961) und Fuhn und Vancea (1961) als *A. fragilis colchicus* Nordmann bezeichnet. Beide, sich widersprechende Ansichten, werden hier kritisch geprüft.

Material

1. 17 ♂♂ (darunter 2 juv.), 10 ♀♀ aus dem Bihar-Gebirge; 2. 9 ♂♂, 8 ♀♀ aus dem Karpathen-Bogen; 3. 2 ♂♂, 4 ♀♀ aus dem südlichen Banat; 4. einzelne Stücke aus verschiedenen Örtlichkeiten Rumäniens (2 ♂♂, 3 ♀♀).

Untersuchte Rassenmerkmale

Außer den Körperproportionen (s. Tab. 1), von denen nur das Verhältnis der Pileuslänge zur Körperlänge als Rassenmerkmal in Frage kommt, wurde die Verteilung folgender qualitativer Rassenmerkmale (nach Wermuth 1950) untersucht: a) Differentialmerkmale der Nominatrasse: geringe Schuppenzahl in den Querreihen (24—26). Praefrontalia berühren sich auf breiter Fläche, keine Ohröffnungen, blaue Flecken selten; b) Differentialmerkmale der *colchicus*-Rasse: größere Schuppenzahl in den Querreihen (mehr als 26), Praefrontalia durch das Frontale getrennt, deutliche Ohröffnungen, blaue Flecken häufig. Außerdem wurde auch das Vorkommen der schwarzen Vertebrallinie bei den Erwachsenen in Betracht gezogen.

Ergebnisse

Aus Tabelle 1 wird ersichtlich, daß die typischen Werte der Körperproportionen bei den untersuchten Reihen kaum verschieden sind. Allen

[1] Bogdan Stugren, Catedra de Biologie, Universitatea „Babeş-Bolyai". Cluj, str. Mikó 5—7, Rumänien.

Tabelle 1

Körperproportionen der rumänischen Blindschleichen

Merkmal	Bihar-Gebirge						Karpathen-Bogen						Südl. Banat		
	15 ♂♂			10 ♀♀			9 ♂♂			8 ♀♀			4 ♀♀		
	Min.	x	Max	Min.	x	Max.	Min.	x	Max.	Min.	x	Max.	Min.	x	Max.
Totallänge	247	320,40	426	237	334,40	422	354	413,33	501	300	326	387	220	317,50	460
Kopf + Rumpf — Längen	140	180,20	230	142	188,80	222	163	199,33	243	140	172	218	152	209,50	247
Schwanzlänge	55	152,20	230	70	144,60	220	185	211,33	258	150	203,16	210	178	222	260
Pileuslänge	12	15,73	20	13	15,80	17	13,50	16,27	19	12	13,62	16	15	17	19
Kopfbreite	7	9,06	12	7	9,20	11	5,50	6,38	8	4,5	5,12	6	6	8,25	11
Kopfhöhe	6	7,40	11	6	7,30	9	4,50	5,16	6	4	4,31	5	5	7	10
Schnauzenlänge	4	5,93	8	4	5,90	8	4	4,61	5	3	3,68	4,50	4	5,50	7

drei Reihen ist eine größere Pileuslänge im Verhältnis zur Körperlänge — ein Differentialmerkmal der *colchicus*-Rasse — eigen. Durch die Mittelwerte der Schuppenzahl in den Querreihen ähneln die Karpathen-Bogen- und die Banat-Populationen der *colchicus*-Rasse, während im Bihar-Gebirge Geschlechtsunterschiede vorkommen (s. Abb. 1). Aus Abbildung 2 wird ersichtlich, daß im Bihar-Gebirge die Rassenmerkmale von *A. fragilis fragilis*, wäh-

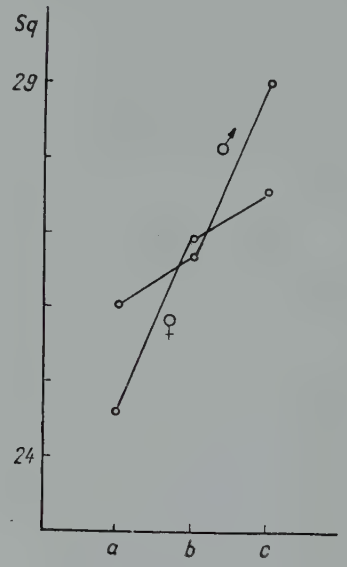


Abb. 1. Mittelwerte der Schuppenzahl in den Querreihen (Sq.): a = Bihar-Gebirge; b = Karpaten-Bogen; c = südliches Banat

rend im Karpathen-Bogen jene von *A. fragilis colchicus* überwiegen. Bemerkenswert ist das häufige Vorkommen erwachsener Blindschleichen im Bihar-Gebirge, welche die juvenile Zeichnung — eine schwarze Vertebrallinie — beibehalten haben, ein Merkmal, das an *A. fragilis peloponnesiacus* Štepanek erinnert. Das vollständige Fehlen einiger Stücke mit deutlichen Ohröffnungen reiht ferner diese Population in die Nominatrasse ein. Aus Abbildung 3 wird ersichtlich, daß innerhalb der Bihar-Gebirge-Population die Konstellation der Praefrontalia von dem Vorkommen der blauen Flecke unabhängig ist. Dagegen sind in der Karpathen-Bogen-Population zwei wichtige *colchicus*-Merkmale — das Vorhandensein blauer Flecken und deutlicher Ohröffnungen — positiv assoziiert.

Diskussion

Aus den oben angeführten Tatsachen ergibt sich, daß die rumänischen Blindschleichen eine Mittelstellung zwischen der südöstlichen Rasse (*A. fragilis colchicus*) und der nord- und zentraleuropäischen Nominatrasse (*A. fragilis fragilis*) einnimmt. Dennoch bildet die Blindschleiche in Rumänien

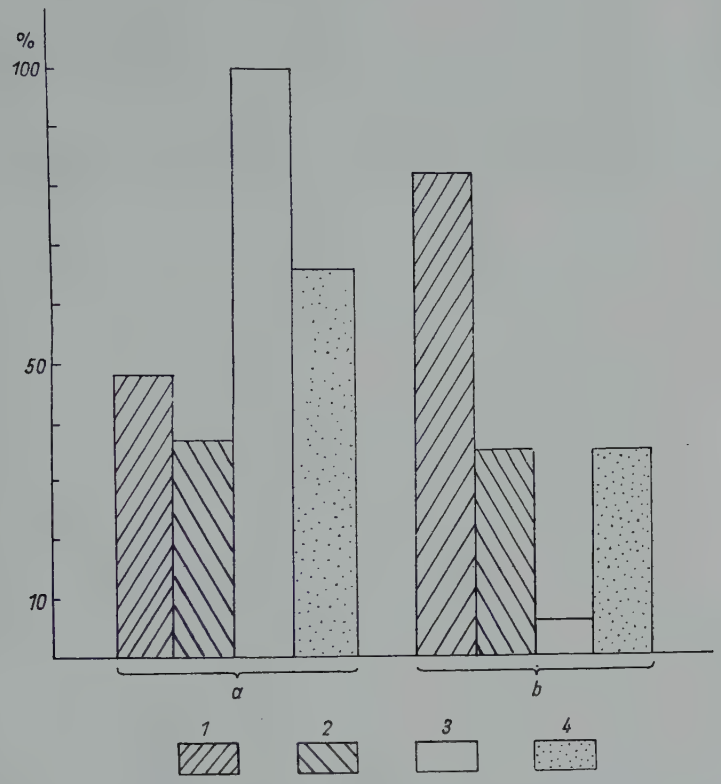


Abb. 2. Verteilung qualitativer Rassenmerkmale innerhalb zweier Blindschleichen-Populationen. a, b = wie in Abb. 1. *A. fragilis colchicus* — Merkmale: 1. Proefrontalia durch das Frontale getrennt, 2. blaue Flecken vorkommend. *A. fragilis fragilis* — Merkmal: 3. keine deutliche Ohröffnungen. *A. fragilis peloponnesiacus* — Merkmal: 4. schwarze Vertebrallinie bei Erwachsenen vorkommend

keine besondere Rasse, keine „Übergangsform". Die Verteilung und Häufigkeit der Differentialmerkmale der zwei in Frage kommenden Rassen weist geographische Besonderheiten auf. Die Blindschleichen des Karpathen-Bogens und des südlichen Banats gehören der *colchicus*-Rasse an, da in diesen Populationen die Rassenmerkmale von *A. fragilis colchicus* eine relativ größere Häufigkeit als die der Nominatrasse aufweisen. Das Vorkommen von *A. fragilis* var. Erix Schreiber (= *A. fragilis colchicus*) in den Karpaten wurde von CĂLINESCU (1931) beobachtet. Aus dem Vorgebirge der Karpaten in Oltenien wurden Stücke, die sich in die Diagnose der *colchicus*-Rasse einreihen, von KIRIȚESCU (1930) zitiert. Das Gegenteil ist im Bihar-Gebirge zu beobachten, wo die Merkmale der Nominatrasse überwiegen. Deswegen bezeichnen wir die Bihar-Gebirge-Population als *A. fragilis fragilis*.

Auch innerhalb des Siebenbürgischen Beckens kommen einzelne Stücke vor, die *colchicus*-Merkmale aufweisen. Solche sind in dem Buchenwald (Făget) aus der Umgebung von Cluj zu finden. Bei den einzelnen Weibchen aus Sibișel und Cheile Turzii überwiegen die *colchicus*-Merkmale. BIELZ (1888)

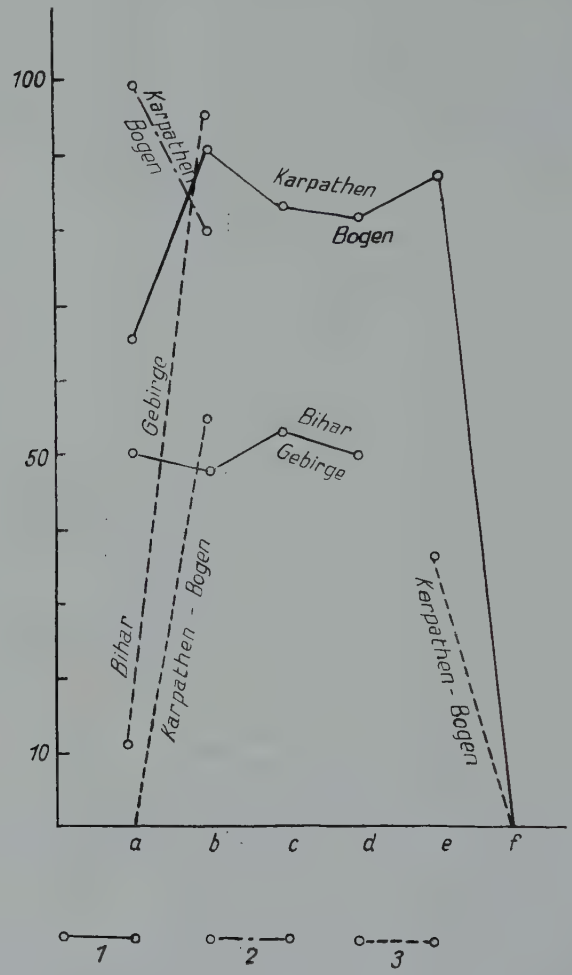


Abb. 3. Verteilung der einzelnen qualitativen Merkmale innerhalb der Individuengruppen a—f; a = mit blauen Flecken; b = ohne blaue Flecken; c = mit schwarzer Vertebrallinie; d = ohne schwarze Vetebrallinie; e = mit deutlichen Ohröffnungen. f = ohne deutliche Ohröffnungen. *A. f. colchicus* — Merkmale: 1. Praefrontalia durch das Frontale getrennt; 2. deutliche Ohröffnungen. *A. f. peloponnesiacus* — Merkmal: 3. schwarze Vertebrallinie

berichtet über *A. fragilis* var. *Erix* (= *A. fragilis colchicus*) aus Cluj und Sibiu. Eine kategorische Schlußfolgerung über die Rassenangehörigkeit der Blindschleichen aus dem Siebenbürgischen Becken können wir noch nicht abfassen.

Zwischen den Süd-Karpathen und der unteren Donau sowie zwischen den Ost-Karpathen und dem Prut kommt die Blindschleiche inselartig in Wäldern vor. Die Population aus dem Băneasa-Wald bei Bukarest, wovon wir 1 ♂, 1 ♀ und mehrere Jungtiere untersuchten, ähnelt der *colchicus*-Rasse. Ebenfalls stehen die untersuchten Stücke aus Moldavien (1 ♂ aus

dem Ciurea-Pod. 1 ♀ aus dem Bîrnova-Wald bei Jassy) der *colchicus*-Rasse nahe.

Die Ungleichheiten der Blindschleichen-Populationen aus Rumänien sind wahrscheinlich durch die Einwanderungsgeschichte der Art bedingt.

Weil die rumänischen Blindschleichen im allgemeinen mehr an *A. fragilis colchicus* als an *A. fragilis fragilis* erinnern, kommt die Vermutung auf, daß die Blindschleiche aus dem Südosten nach Rumänien einwanderte. Über Kleinasien und die Balkanhalbinsel ging die vermutliche voreiszeitliche Ein-

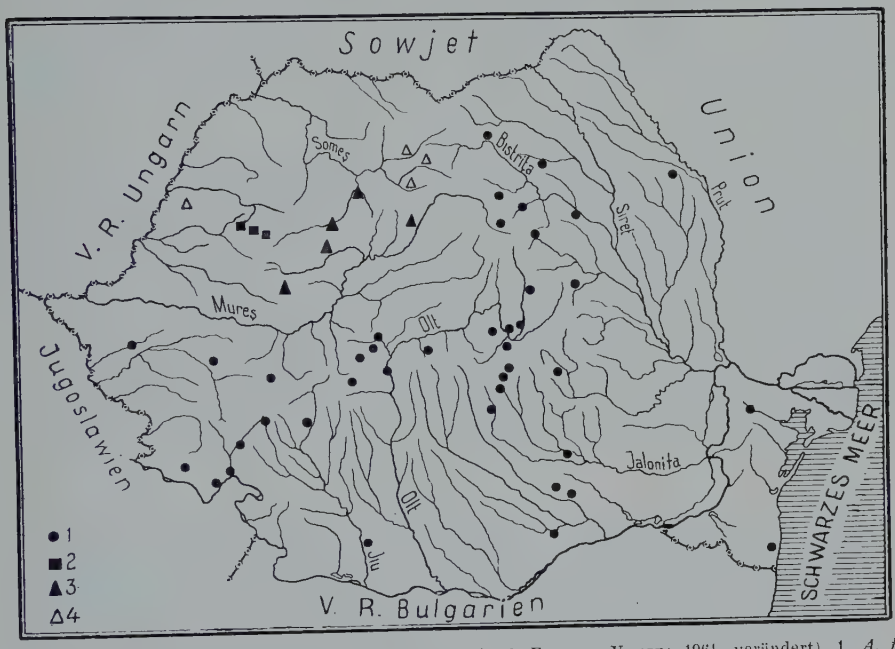


Abb. 4. Verbreitung der Blindschleiche in Rumänien (nach Fuhn u. Vancea 1961, verändert). 1. *A. f. colchicus*. 2. *A. f. fragilis*. 3. Intergradierung *A. f. colchicus* zum *A. f. fragilis*. 4. Rassenangehörigkeit unbestimmt

wanderungsstraße von *A. fragilis* und anderer Reptilien und Amphibien (*Lacerta trilineata, L. praticola* und *Pelobates syriacus*). Die Art ist aus pliozänen Ablagerungen West-Rumäniens bekannt (Bolkay 1913). Vielleicht überdauerten im Bihar-Gebirge die Blindschleichen die Eiszeiten. Das Vorkommen innerhalb der Bihar-Gebirge-Population der Rassenmerkmale von *A. fragilis fragilis, A. fragilis colchicus* und *A. fragilis peloponnesiacus* erklärt sich durch ihre langandauernde Isolierung von dem Hauptverbreitungsgebiet der Art und läßt uns das vermutliche Bild der voreiszeitlichen Form erblicken, die noch nicht in die drei gegenwärtigen Rassen gespalten war. In den Postglazialzeiten eroberte die inzwischen im Südosten ausgebildete *colchicus*-Rasse den Karpathen-Bogen, das Donautiefland, Moldavien und das Siebenbürgische Becken. Die in westeuropäischen Glazialrefugien entstandene No-

minatrasse verbreitete sich in den Postglazialzeiten nach Osten hin. In Rumänien stießen beide Rassen aufeinander, wodurch die Grenzpopulationen entstanden.

Das gemeinsame Vorkommen der Differentialmerkmale von *A. fragilis fragilis* und *A. fragilis colchicus* innerhalb der Blindschleichen Rumäniens deutet weiterhin auf eine rezente und genetisch nicht vollendete Segregation der Rassenmerkmale. Dieses wird auch durch das von MERTENS (1952) berichtete Vorkommen einer Blindschleiche aus Anatolien mit Merkmalen der Nominatrasse innerhalb des Areals von *A. fragilis colchicus* aufgezeigt. Andere Merkmale sind jedoch genetisch getrennt und unabhängig. So sind das Vorkommen der schwarzen Vertebrallinie und der blauen Flecken negativ assoziiert. NORDMANN (1840) betrachtete sie als untereinander eng verbunden.

Zusammenfassung

1. Im Karpathen-Bogen sowie in den Wäldern zwischen den Süd-Karpathen und der unteren Donau und den Ost-Karpathen und dem Prut gehören die Blindschleichen-Populationen zu *A. fragilis colchicus* mit Einschlag von Merkmalen der Nominatrasse. Sie sind als postglaziale Einwanderer zu betrachten.

2. Im Bihar-Gebirge gehören die Blindschleichen-Populationen zu *A. fragilis fragilis* mit Einschlag von Merkmalen der südöstlichen Rasse (*A. fragilis colchicus*). Sie stammen von Glazialrelikten her, vermischten sich aber im Postglazial mit der Nominatrasse.

Schrifttum

BIELZ, E. A.: Die Fauna der Wirbelthiere Siebenbürgens nach ihrem jetzigen Bestande. Verh. Mitt. Siebenb. Ver. Naturw. Hermannstadt **38** (1888) 15—120.

BOLKAY, ST. J.: Additions to the Fossil Herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial Periode. Mitt. Jahrb. kgl. ungar. geol. Reichsanstalt **31**, 7 (1913) 217.

CĂLINESCU, R.: Contribuţii sistematice şi zoogeografice la studiul Amphibiilor şi Reptilelor din România. Mem. sect. şt. Acad. Rom. (3) **7**, 7 (1931).

FUHN, I.: Die systematische Stellung der rumänischen Blindschleiche (*Anguis fragilis* L.). Zool. Beitr. (N. F.) **6**, 3 (1961) 377—378.

— und ŞT. VANCEA: Reptilia, Faua, R. P. R. **14**, 1 (1961) 260—265.

KIRIŢESCU, C.: Cercetări asupra faunei herpetologice a României. Bucureşti 1930.

MERTENS, R.: Amphibien und Reptilien aus der Türkei. Istanbul Univ. fen. fakült. mecmuasi (B) **17**, 1 (1952) 41—75.

NORDMANN: Notices sur les Reptiles de la faune pontique, in A. de Démidoff: Voyage dans la Russie méridionale. Paris 1840, Bd. III.

WERMUTH, H.: Variationsstatistische Untersuchungen der Rassen- und Geschlechtsmerkmale bei der Blindschleiche (*Anguis fragilis* Linné). D. zool. Z. **1**, 2 (1950) 81—121.

From the Department of Zoology, City College, Calcutta, India

Morphogenesis of the Nervous System in the giant land snail *Achatina Fulica* Bowdich

By

Krishna Chandra Ghose[1]

With 16 figures

(Eingegangen am 4. Juni 1962)

Morphogenesis of the gastropod nervous system has been the choice of investigation of many workers. Due to the concentration of the nerve ganglia towards the anterior end of the body in Pulmonata, the nervous system in them does not exhibit a twisting of the nerve cords and marked displacement of some of the nerve ganglia as is common with the nervous system of the Prosobranchia. But the system in Pulmonata is not free from the influence of torsion. In the embryo, the pleural and the parietal ganglia are displaced from their original position due to torsion; the displacement being more in the ganglia of the left side, leading to an unequal length of the cerebro-pleural and pleuro-parietal connectives of the two sides. This is due to an unequal growth of the visceral hump and lends support to the idea that slow torsion is a secondary modification and entirely due to differential growth.

Material and Methods

The eggs were dissected with fine needles in 0.28% saline water (= the salinity of the body fluid of the snail). The embryos were treated with saline water of the same strength for some time, with several changes of the solution to remove albumen and then fixed in Smith's fixative saponified with 1% saponin. The period of fixation varied from 4 to 24 hours. The albumen inside the embryos was removed by treating them with 4% phenol solution in 80% alcohol for 24 hours or more. No decalcifying mixture was used. Clearing was done in cedar-wood oil; infiltration and embedding in Johnston rubber paraffin. Sections were cut 4 to 12 microns thick, and stained with Delafield's haematoxylin and eosin. Azan-staining (Heidenhain) was used when necessary. Figures were drawn with the help of a camera lucida.

Observations

The rudiments of the cerebral ganglia appear in a 920 microns embryo (3 days), when it is symmetrical both externally and internally, by the invaginations of the columnar ectoderm of the lateral walls, anterior and slightly dorsal to the stomodaeal opening (pl. 1, fig. 1). The invaginations are paired,

[1] K. C. Ghose, D. Sc., Department of Zoology, City College, 102/1, Amherst Street, Calcutta-9, India.

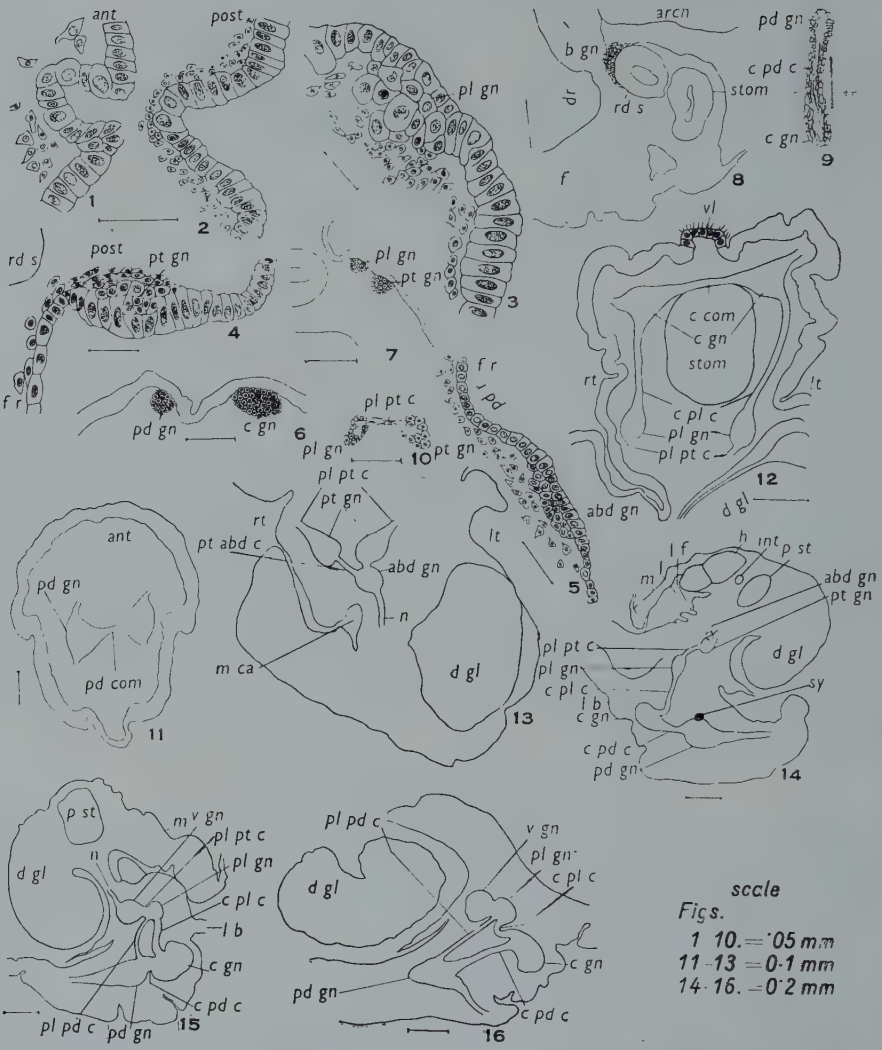


Fig. 1. A sagittal section passing through a cerebral ganglion invagination of a 920 microns embryo
Fig. 2. A sagittal section passing through a pedal ganglion invagination of a 2 mm. embryo
Fig. 3. A sagittal section passing through a pleural ganglion rudiment of a 2 mm. embryo
Fig. 4. A sagittal section passing through a parietal ganglion rudiment of a 2 mm. embryo
Fig. 5. A sagittal section passing through the abdominal ganglion rudiment of an embryo, slightly earlier than 2¼ mm.
Fig. 6. Reconstruction of three sagittal sections of the same stage, as in fig. 5, passing through a cerebral and a pedal ganglion
Fig. 7. A sagittal section of the same stage, as in fig. 5, passing through a pleural and a parietal ganglion
Fig. 8. A sagittal section of the same stage as in fig. 5, passing through a buccal ganglion
Fig. 9. A sagittal section of a 2½ mm. embryo passing through a cerebral and a pedal ganglion with their connective
Fig. 10. An oblique sagittal section of a 2½ mm. embryo passing through a pleural and a parietal ganglion with their connective
Fig. 11. A frontal section of a 2½ mm. embryo passing through the pedal ganglia and their commissure
Fig. 12. A frontal section of a 2½ mm. embryo passing through the cerebral and pleural ganglia with their commissure and connectives (ventral view)
Fig. 13. A frontal section passing dorsal to that of fig. 12, showing the parietal and abdominal ganglia with their connectives (ventral view)
Fig. 14. A sagittal section of a 3¼ mm. embryo
Fig. 15. A sagittal section of a 4 mm. embryo
Fig. 16. A sagittal section of a 3¾ mm. (advanced) embryo

one on either side of the embryo and they lie in the same transverse plane. The invaginated cells lose their columnar shape. The invaginations bend anteriorly and proceed inward and forward for a short distance, the necks narrow down, and the inpushed cells are cut off within from the epithelium, leaving temporary ectodermal depressions. The cells of the rudiment become round, arrange themselves in a compact, round mass, in contact with the ectoderm, and the rudiments of the cerebral ganglia (p. 1, fig. 6) are laid in an embryo slightly earlier than 2¼ mm. (5 days).

The paired rudiments of the pedal ganglia are formed by invaginations of the columnar ectoderm of the ventrolateral sides of the foot rudiment in a 2 mm. embryo (3½ days). The invaginations are wide, proceed backward and slightly inward (pl. 1, fig. 2). Cells are delaminated from the invagination, arrange themselves loosely to form a more or less rounded mass remaining in contact with the epithelium and the laying of the rudiments (pl. 1, fig. 6) is completed in an embryo earlier than 2¼ mm. (5 days). The cells of the ganglia, however, have a similar staining reaction with the surrounding cells but they can be identified by their round shape and large nucleus. The invaginations persist only for a very short period, and as the delaminated cells lie just within and in contact with the ectoderm, the origin of the pedal ganglia rudiments is likely to be mistaken as due to a process of delamination alone, instead of both invagination and delamination.

The rudiments of the pleural ganglia are formed by delamination. The short, columnar ectoderm cells of the posterolateral aspect of the visceral hump of a 2 mm. embryo (3½ days), dorsal to its junction with the foot rudiment elongate, and on either side, new cells are produced inside by delamination. They are irregular in shape, bear large nucleus, remain in contact with the ectoderm (pl. 1, fig. 3), and arrange themselves in compact rounded mass (pl. 1, fig. 7). The laying of the rudiments is completed in an embryo slightly earlier than 2¼ mm. (5 days).

The parietal ganglia rudiments appear almost simultaneously with the pleural ganglia, and appear close to each other, on the middle of the posterior surface of the visceral hump, ventral to the hind gut but slightly dorsal and medial to the pleural ganglia rudiments. The columnar ectoderm cells of this region are the longest of all, and they divide to produce another layer of cells just inside, and the rudiments of the parietal ganglia are formed. The columnar cells of the surrounding area and of the narrow space in between the two ganglia rudiments do not divide, and in the whole area, the ectoderm is a single-cell-layer except these ganglia rudiments. The cells of the rudiment multiply rapidly to become several layers thick (pl. 1, fig. 4), and finally arrange themselves in a compact rounded mass (pl. 1, fig. 7).

The abdominal and the buccal ganglia rudiments are the last to appear and begin to differentiate almost simultaneously, in an embryo slightly earlier than 2¼ mm. (5 days).

The abdominal ganglion is unpaired and arises by delamination of the ectoderm cells of the posterior surface of the visceral hump, immediately

dorsomedian to the site of origin of the parietal ganglia. The delaminated cells are first arranged in a single layer, being pressed against the ectoderm, but subsequently the number of layers increases (pl. 1, fig. 5), and the cells become arranged in a rounded mass to form the rudiment of the abdominal ganglion in an embryo slightly older than 2¼ mm. (5 days).

Of all the rudiments, those of the buccal ganglia are the last to appear. After the formation of the radular sac, some of the cells of the stomodaeum on the posterodorsal but lateral sides of the radular sac produce new cells outside (pl. 1, fig. 8). The cell-masses assume rounded shape, and the rudiments of the buccal ganglia are established. With the formation of the buccal ganglia, the laying of all the ganglia rudiments is completed.

During subsequent development, all the nerve ganglia are displaced considerably from their site of origin, except the buccal ganglia.

The cerebral ganglia move a little ventromedially and lie pressed against the ventral epithelium, anterodorsal to the stomodaeal opening (2¼ mm. stage). The pedal ganglia move ventrally and come to lie in contact with the sole — epithelium of the foot at its anterior end. The pleurals, the parietals and the abdominal ganglia remain in their site of origin for a short period.

All the ganglia steadily enlarge and the nerve cells begin to differentiate, the giants being more numerous. They are restricted only to the surface of the ganglion, the centre being occupied by neuroglia, which has appeared by this time. The cerebral and the pedal commissure; the cerebro-pedal, the cerebro-pleural, the pleuro-parietal and the parieto-abdominal connectives are established (pl. 1, figs. 9—13). The commissures and connectives are formed by the union of nerve cells arranged in the form of two narrow strings approaching each other from the two ganglia and meet at about the middle. Afterwards, the nerve cells move to the outer surface of the nerve, the central portion being occupied by some nerve processes and neuroglia. All the ganglia, commissures and connectives are surrounded by mesenchyme cells restricted to a single or double layer at most places. The relative positions of the ganglia in the embryo from anterior to posterior, are the cerebrals, the pedals, the buccals, the pleurals, the parietals and the abodominal; and from ventral to dorsal are the pedals, the buccals, the cerebrals, the pleurals, the parietals and the abdominal (2½ mm. embryo, 7 days).

The developing system becomes slightly asymmetrical due to the torsion of the embryo. The pleural and the parietal ganglia of the left side are displaced a little more towards the right and consequently the cerebro-pleural and the pleuro-parietal connectives of the left side become slightly longer (pl. 1, fig. 12). The abdominal ganglion retains its median position, and consequently the parieto-abdominal connective of the right side is longer than that of the left (pl. 1, fig. 13).

The pedal ganglia leave the sole-epithelium of the foot and move a little dorsomedially. They appear to be somewhat triangular in frontal sections, with laterally placed base and medial apex (pl. 1, fig. 11), and oval in sagittal sections, with a broader anterior and a narrower posterior end passing imper-

ceptibly in the nerve emerging from this end (pl. 1, fig. 14). The pedal commissure is formed by the union of nerve strings coming from the medial sides of the ganglia. From the anterior border of each ganglion runs forward a nerve towards the front end of the foot to innervate the same. The cerebro-pedal connective connects the anterodorsal surface of the pedal ganglion with the posteroventral border of the cerebral. The statocyst, held together with the ganglion by the surrounding mesenchyme cells, rests on the mid-dorsal surface of each pedal ganglion (pl. 1, fig. 14).

The cerebral ganglia are displaced slightly posteromedially and leave the ectoderm. The commissure connects the ganglia at their narrow median sides and lies dorsally over the anterior end of the buccal mass, in contact with it. Nerves begin to appear from the anterior ends of the ganglia. The cerebro-pleural connective arises from the laterally disposed posterior end, and runs posterolaterally for the first part and then dorsomedially. It joins the nerve string coming from the narrow anterior end of the pleural ganglion of the side forming a broad arch. The connective of the left side is longer than that of the right (pl. 1, fig. 12).

The pleural ganglia are shifted anteroventrally from their site of origin and come to lie in the transverse plane passing through the pneumostome (pl. 1, fig. 12). This pair still lies nearest to the ectoderm of the lateral walls than all other ganglia. They are more or less oval in shape, the posterior end being slightly broader and rounded, while the anterior end giving out the cerebro-pleural connective is narrower. From the posterior end of each ganglion a fairly stout pleuro-parietal connective runs posteromedially and dorsally to join the nerve string coming from the anterior end of the parietal ganglion of the side. The left pleuro-parietal connective is longer than the right one as the left parietal ganglion is a bit posteriorly placed and has moved slightly more to the right from its original position.

The parietal ganglia move anteroventrally from their site of origin and come to lie slightly posterodorsal and median to the pleural pair. The left parietal ganglion is located slightly towards the posterior and right side in relation to the right ganglion. The ganglia are orientated anteroposteriorly but are oblique in disposition. The broad and rounded posterior end is directed medially, while the narrow anterior end is directed laterally (pl. 1, fig. 13). From the posterior end of each ganglion runs posteromedially a short parieto-abdominal connective, and joins the nerve string coming from the antero-lateral corner of the abdominal ganglion. The right parieto-abdominal connective is longer than the left.

The abdominal ganglion is rounded in shape and is the smallest of all the ganglia except the buccal pair. It retains its median position, moves anteroventrally and comes to lie posterodorsal and median to the parietal pair. At this stage (pl. 1, fig. 13), it lies in the visceral hump, to the right of the mantle cavity and slightly anterior to the posterior border of the latter. A very stout nerve emerges from its posterior end and proceeds backward.

With the growth of the embryo, the parieto-abdominal connectives shorten and the abdominal ganglion comes to lie in between the parietal ganglia at their posterior ends being separated only by a small constriction (pl. 1, fig. 14) in a 3¼ mm. embryo (9 days).

The old nerves elongate, become stouter and new nerves also appear. The optic branch of the cerebral ganglion reaches very near the eye but does not innervate it yet. The statocyst branch is seen to develop at this stage, and subsequently reaches the organ at a late stage. The transverse buccal commissure and the cerebro-buccal connectives are established.

With a considerable increase in size, the cerebral ganglia move a little posteromedially, but both the pleurals and parietals move anteroventrally (4 mm. embryo, 11 days).

The pleuro-parietal connectives shorten, and the pleural and the parietal ganglia of each side come close, separated by a small constriction, the former being placed anterior to the latter. A pair of slender pleuro-pedal connectives connect the ventrolateral surfaces of the pleural ganglia with the anterolateral corners of the pedals (pl. 1, figs. 15, 16). The two parietals meet each other along their median sides. The separate existence of the abdominal ganglion is no more traceable, and it forms the posteromedian portion of the visceral ganglionic mass.

With a further increase in the size of the ganglia and the appearance of more and more new nerves much change is noticed in the developing nervous system [3¾ mm. (advanced) embryo, 13 days]. The cerebral ganglia are shifted posteroventrally and medially, and the pedal ganglia posterodorsally and medially. The cerebral and the pedal commissures shorten in length with an increase in thickness. The cerebro-pedal and the cerebro-pleural connectives increase in length. Due to the pushing back of the cerebral ganglia, the position of the pleurals becomes posterodorsal to the cerebrals, and the cerebro-pleural connectives assume the form of loops (pl. 1, fig. 16).

Due to further shortening of the cerebral and the pedal commissures the respective pairs of ganglia meet each other in the middle line being separated only by a constriction [3 mm. (advanced) embryo, 15 days]. Both the pairs move further backward, the cerebrals coming to lie on the dorsolateral sides of the oesophagus, posterior to the buccal mass. The pleuropedal connectives shorten and the parietals come to lie very close and posterodorsal to the pedals, pleurals being attached to their anterolateral coners.

In the subsequent course of development, the distance between the cerebrals and the pedal ganglionic mass increases with the elongation of the connectives. The paired ganglia come closer to each other, and the whole nervous system becomes greatly localised. The formation of almost all the nerves coming out from the ganglia are established before the young snail hatches out. The statocyst nerve and the cerebro-pedal connective of the side become ensheathed together by a membranous connective tissue and the two appear as a single nerve in the adult.

Discussion

Numerous accounts have been given of the origin and development of the nervous system in gastropods, which are near identical, specially in the Pulmonata, and a detailed description has been avoided for obvious reasons.

Almost all investigators hold that the nervous system is ectodermal in origin, though it has been described to be mesodermal in *Fusus* (Bobretzky 1877) and *Paludina* (= *Viparus*, Bütschli 1877). Fol (1875) also supports the mesodermal origin of the nervous system in Heteropoda, but such mesoderm cells owe their origin to the ectoderm.

In gastropods, the ganglia arise by proliferation and delamination. In some cases, however, invagination is associated with the origin of the cerebral ganglion.

In some geophiles, the cerebral ganglia are formed both by invagination and delamination; the ectodermal invaginations form the cerebral tubes, which on detachment and in combination with the surrounding ectoderm cell-growth produce the ganglia. In *Limax* (Henchmann 1890, Meisenheimer 1898) and *Agriolimax* (= *Deroceras*, Carrick 1939), the cerebral ganglia are formed by invaginations. The cavities of the invaginations are quickly obliterated (Carrick), but Henchmann (1890) describes the invaginations to be persistent even up to the time of hatching in *Limax*, a fact from which *Achatina* and other Pulmonata differ markedly. In no pulmonate, however, has the origin of one ganglion from another as in some prosobranchs, viz. *Littorina* (Delsman 1914) has been recorded.

Most of the workers agree that the mode of origin of the commissures and connectives in the gastropods is similar to the description given in this paper. Anderson (1924) holds the view that these are formed at least partly by direct delamination of the ectoderm cells, like the origin of the ganglia. Delsman (1914) is of the opinion that the two ganglia meet each other, the centrally placed fibrous mass of each ganglion produces a bundle of nerve fibres, which passes to the other ganglion piercing the surrounding ganglionic layer, and the commissure is formed. His view about the formation of the connectives is, however, different. The ganglia do not come in contact, a bundle of nerve fibres arising from the centrally placed fibrous mass passes out to the other, piercing the outer ganglionic layer, and the two unite to form the connective.

The origin and development of the nervous system in *Achatina* reveal some interesting features. The cerebral ganglia are formed by invaginations; the pedal by invaginations associated with delamination, and the rest by delamination alone. Thus the origin of the pedal ganglia is markedly different from that of other gastropods and a reinvestigation of the origin of the nervous system in Pulmonata appears to be called for.

The development of the nervous system clearly shows that though there is an extreme condensation of the nerve ganglia towards the anterior end, the system is really not free from the influence of torsion and some of the

ganglia, specially the left pleural and parietal are most affected by it. Crossing over of the nerve ganglia, as is commonly found in prosobranchs is, however, absent but the influence of torsion during development is expressed by the crossing of the 'right pallio-parietal' nerve in the adult which arises from the left side of the visceral ganglionic mass but innervate the structures of the right side.

I am deeply indebted to Prof. H. B. Baker (emeritus), Pennsylvania University, Prof. A. R. Mead, Arizona University and Prof. A. Graham, Reading University, for their valuable suggestions.

Summary

1. The nervous system is ectodermal in origin.

2. Rudiments of all the ganglia except the buccal and the abdominal are laid at an early stage. The cerebral ganglia rudiments first appear in a 920 microns embryo by two inpushings of the dorsolateral sides, anterior to the stomodaeal opening. The pedal ganglia rudiments first appear in a 2 mm. embryo by two inpushings of the ventrolateral sides of the foot rudiment. The invaginations are associated with delamination. The pleural ganglia rudiments first appear in a 2 mm. embryo by delamination from the posterolateral surface of the visceral hump, immediately dorsal to its junction with the foot rudiment. The parietal ganglia rudiments first appear in a 2 mm. embryo by delamination, from the posterior surface of the visceral hump slightly dorsal and inward to the pleural ganglia rudiments. The abdominal ganglion rudiment first appears by delamination, at a stage slightly earlier than 2¼ mm., from the posterior surface, dorsomedian to the site of origin of the parietal ganglia. Buccal ganglia rudiments first appear by proliferation of the ectoderm cells of the stomodaeum on its posterodorsolateral sides, almost simultaneously with the abdominal ganglion rudiment.

3. Except the buccals, all the nerve ganglia shift much from their site of origin in course of development and become condensed in the anterior region of the body.

4. A connective or a commissure is formed by the union of two nerve strings coming from the ganglia.

5. The nervous system is not completely free from the influence of torsion.

References

Anderson, K.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am *Paludina vivipara*. Morph. Jahrb. **54** (1924) 157—204.

Bargmann, H. E.: The Morphology of the central nervous system in the Gastropoda Pulmonata. J. Linn. Soc. Lond. **37** (1930) 1—57.

Bobretzky, N.: Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. mikr. Anat. **13** (1877) 95—169.

Bütschli, O.: Zur Entwicklungsgeschichte von *Paludina vivipara* Müll. Zeit. wiss. Zool. **29** (1877) 216—254.

Carrick, R.: The life-history and development of *Agriolimax agrestis* L., the grey field slug. Trans. Roy. Soc., Edin. **59** (3) (1939) 563—597.

Delsman, H. C.: Entwicklungsgeschichte von *Littorina obtusata*. Tijdschr. ned. Dierk. Ver. (2) **13** (1914) 170—340.

Fol, H.: Sur lé développement des pteropods. Archiv. Zool. Exp. gén. **4** (1875) 1—214.

Henchman, A. P.: The origin and development of central nervous system in *Limax maximus*. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. **20** (1890) 169—208.

Meisenheimer, J.: Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. L. II. Theil. Die Larvenperiode. Z. wiss. Zool. **63** (1898) 573—664.

Raven, C. P.: Morphogenesis: The analysis of Molluscan development. Pergamon Press, London 1958.

Smith, F. G. W.: The development of *Patella vulgata*. Phil. Trans. (B). Lond. **225** (1935) 93—125.

Symbols used

ant	Anterior
abd gn	Abdominal ganglion
arch	Archenteron
b gn	Buccal ganglion
c com	Cerebral commissure
c gn	Cerebral ganglion
c pd c	Cerebro-pedal connective
c pl c	Cerebro-pleural connective
d gl	Digestive gland
dr	Dorsal
f	Foot
fr	Foot rudiment
h	Heart
int	Intestine
l	Lung
l b	Larval body
l f	Lung fold
lt	Left
m	Mantle
m ca	Mantle cavity
n	Nerve
pd com	Pedal commissure
pd gn	Pedal ganglion
pd r	Posterodorsal
pl gn	Pleural ganglion
pl pd c	Pleuro-pedal connective
pl pt c	Pleuro-parietal connective
post	Posterior
p st	Primitive stomach
pt abd c	Parieto-abdominal connective
pt gn	Parietal ganglion
rd s	Radular sac
rt	Right
stom	Stomodaeum
sy	Statocyst
v gn	Visceral ganglion
vl	Velum

Aus dem Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig
und dem Staatl. Naturhistorischen Museum Braunschweig
(Direktor: Prof. Dr. F. Schaller)

Die Bedeutung des Lichtes für die Lage- und Richtungsorientierung einiger Süßwassermilben (Hydrachnellae, Acari)

Von

Klaus Böttger[1]

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 30. Juli 1962)

Morphologisch, systematisch und faunistisch sind zumindest die einheimischen Süßwassermilben recht gut untersucht. Völlig anders sieht es jedoch im Hinblick auf ihre Biologie oder gar Sinnesphysiologie aus. Immerhin gibt es schon einige Arbeiten, die sich mit biologischen Fragen wie Lebensdauer, Nahrungsansprüchen oder einzelnen Entwicklungsstadien beschäftigen; aber speziell sinnesphysiologisch ausgerichtete Arbeiten fehlen meines Wissens ganz, von einzelnen, in der Literatur zerstreuten Vermutungen und kürzeren Angaben abgesehen. Die vorliegende Veröffentlichung, die einige Beobachtungen und Versuchsergebnisse über den Lichtsinn einheimischer Süßwassermilben wiedergibt, möge deshalb als erster, bescheidener Anfang betrachtet werden.

Als Lichtsinnesorgane finden wir bei allen Hydrachnellen 2 Paar Augen[2]. Sie liegen, bei den einzelnen Arten in verschieden weitem Abstand voneinander, unmittelbar am Vorderrand des Körpers oder sind mehr oder weniger weit auf die Dorsalseite verschoben. Ihr Durchmesser und vor allem die Anzahl der Retinazellen ist sehr gering (vgl. P. Lang 1905), das Auflösungsvermögen entsprechend klein und eine hohe sinnesphysiologische Leistung so von vornherein nicht zu erwarten. Ein Formensehen — innerhalb der Arachnida bislang nur für einige Spinnen nachgewiesen — ist ausgeschlossen, und auch ein Bewegungssehen, nach W. v. Buddenbrock (1952) der einfachste Fall, in dem „nicht das direkte Himmelslicht, sondern das von den Gegenständen reflektierte Licht für das Tier bedeutungsvoll wird", kommt nicht oder zumindest nur in ganz geringem Maße vor. Gezieltes Anschwimmen von Beutetieren oder Geschlechtspartnern auf Grund optischer Wahrnehmung konnte im Rahmen meiner bisherigen Beobachtungen in keinem Fall festgestellt werden (vgl. K. Böttger 1962). Selbst sehr hungrige Milben

[1] Dr. Klaus Böttger, Braunschweig, Pockelsstr. 10 a.

[2] Ob das sog. „Frontalorgan", wie es sich bei einzelnen Genera der Hydrachnellen findet, wirklich als Lichtsinnesorgan fungiert und ob diese Wassermilben demnach 5 Augen haben, ist noch ungeklärt.

nehmen ganz dicht, d. h. wenige Millimeter an ihnen vorbeischwimmende Kleinkrebse nicht wahr, sofern sie von letzteren nicht taktil gereizt werden.

So bleibt als Funktion der Hydrachnellenaugen nur die bloße Wahrnehmung des einfallenden Lichtes, das Richtungssehen. Es ermöglicht, wie die im folgenden erläuterten Versuche zeigen werden und wie es auf Grund der Beobachtungen an anderen Tieren mit Lichtsinnesorganen entsprechender Entwicklungsstufe zu erwarten ist, eine gleichbleibende Einstellung des Körpers zur Reizrichtung als Voraussetzung einer orientierten Fortbewegung im Raum.

Die Lichtrückenreaktion

Die Lichtrückenreaktion prüfte ich an zahlreichen Einzeltieren in einem 20 cm hohen und 7 cm weiten wassergefüllten Standzylinder, der in einer Dunkelkammer von unten her mit einer Monlalampe beleuchtet werden konnte.

1. *Eylais extendens* (O. F. Müller 1776)

In den Standzylinder gesetzte Individuen wenden — indem sie einen Vorwärtsüberschlag von 180° vollführen — dem von unten her einfallenden Licht sofort den Rücken zu. Sie vermögen diese Schwimmlage allerdings nicht unentwegt einzuhalten, was offenbar eine Folge ihres Körperbaus ist. Während des Schwimmens mit dem Rücken nach unten kommt es nämlich zu einem Absinken des Körperhinterendes, wodurch die Tiere immer mehr von der Horizontalen abweichen und schließlich eine lotrechte Haltung im Wasser einnehmen. Diese währt jedoch nur einen ganz kurzen Augenblick, weil sich die Milben sofort weiterdrehen, bis sie wieder — den Rücken zur Wasseroberfläche gekehrt — ihre natürliche Schwimmlage einnehmen. Sobald diese erreicht ist, wirkt das von unten her strahlende Licht wieder richtend und in Sekundenschnelle folgt eine erneute Lichtrückenreaktion.

Wieder werden dann Strecken von mehreren Zentimetern in dieser Lage zurückgelegt, bis der Vorgang des Sichdrehens von neuem beginnt. Der Übergang von einer Phase in die andere vollzieht sich nicht sprunghaft, sondern kontinuierlich, und alle dargestellten Bewegungen werden überlagert von einem ständigen Absinken der Tiere, so daß letztere schließlich auf dem Gefäßboden landen. Dort überwiegt augenblicklich der taktile Sinn, der Körper wird so gewendet, daß die Beine den Untergrund berühren. Die Richtung des Lichtes bleibt bedeutungslos, bis die Tiere wieder zu schwimmen beginnen.

2. *Hydryphantes ruber ruber* (de Geer 1778)

Diese Art zeigt grundsätzlich das gleiche Verhalten wie *Eylais extendens*. Versuchstiere wenden dem von unten her kommenden Licht ebenfalls den Rücken zu und durchschwimmen in dieser Lage Strecken von mehreren Zentimetern, ehe das Körperhinterende soweit abgesunken ist, daß sie einen Vorwärtssalto einlegen müssen, um erneut in die Lichtrückenlage zu kommen.

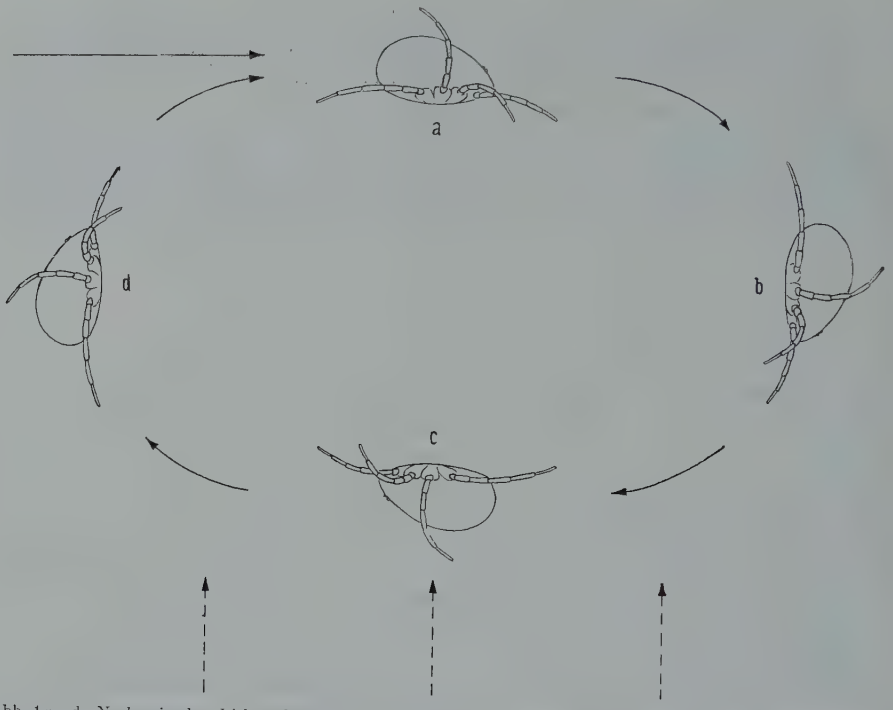


Abb. 1a—d. Nachweis der Lichtrückenreaktion bei *Eylais extendens*. Bei Licht von unten (gestrichelte Pfeile) vollführt das zunächst in normaler Lage schwimmende Tier (*a*) einen Vorwärtsüberschlag von 180° (*b*) und kehrt sodann dem Licht den Rücken zu (*c*). Durch ein Absinken des Hinterkörpers während dieser Fortbewegungsweise (*d*) erreicht das Tier schließlich seine Ausgangsstellung wieder

Nach Erreichen eines festen Untergrundes, des Bodens oder der Gefäßwand, gewinnt auch bei ihnen der taktile Sinn die alleinige Herrschaft und läßt den Lichtreiz bedeutungslos werden.

3. *Piona nodata nodata* (Müller 1776)

Versuche mit *Piona nodata* zeigen, daß die Lichtrückenreaktion auch bei dieser Art grundsätzlich vorhanden ist, das Licht von unten aber nicht so stark wirkt wie bei *Eylais extendens* und *Hydryphantes ruber*. Die Tiere versuchen zwar während des Schwimmens dem Licht den Rücken zuzukehren und vollführen dazu einen Vorwärtsüberschlag von 180°, können diese Lage aber nicht einhalten. Sie drehen sich sofort weiter, bis sie nach 360° wieder mit dem Rücken zur Wasseroberfläche weisen. Hierauf wird entweder sogleich ein neuer Vorwärtssalto ausgeführt — mitunter vollführen Individuen in wildem Tempo Salto auf Salto, bis sie, dabei absinkend, auf dem Boden angekommen sind — oder zunächst eine mehr oder minder weite Strecke in normaler Lage zurückgelegt. Diese in normaler Stellung durchschwommenen Strecken werden mit der Zeit immer länger. Es tritt offenbar eine Umorientierung an die veränderten Beleuchtungsverhältnisse ein.

Daß *Piona nodata nodata* im Gegensatz zu *Eylais extendens* und *Hydryphantes ruber* keine längeren Strecken in Rückenlage schwimmen kann, hängt vermutlich nur mit der unterschiedlichen Lagerung des Körperschwerpunktes zusammen. Ein deutlicher Einfluß der Lichtrichtung auf die Raumlage ist auf jeden Fall auch bei dieser dritten Hydrachnellenart, vor allem zu Versuchsbeginn, zu erkennen.

Wesentlich auffälliger wird das Lichtrückenverhalten von *Piona nodata* noch, wenn das Licht nicht von unten, sondern von der Seite her kommt. Das ständige Sichüberschlagen bleibt dann aus. Mit dem Vorderpol in Richtung Wasserspiegel weisend, durchschwimmen die Individuen weite Strecken, wobei der Rücken nahezu unentwegt der jeweils belichteten Gefäßseite zugewandt wird.

Erreichen die Tiere festen Untergrund, so sind in jedem Falle — wie bei den zuvor behandelten Arten auch — nur mehr taktile Reize maßgebend.

Wie die Beobachtungen an *Eylais extendens, Hydryphantes ruber* und ganz besonders deutlich an *Piona nodata* zeigen, reagieren zwar alle drei Hydrachnellen während des Schwimmens auf die Lichtrichtung, können sich aber nicht dauernd in Rückenlage bewegen. Nach einer bei den einzelnen Arten verschieden weiten Strecke beginnt das Körperhinterende immer stärker abzusinken, wodurch die Tiere schließlich in eine Lage geraten, die sie auch unter normalen Bedingungen (Licht von oben, Schwerkraft von unten) einnehmen, wenn sie im freien Wasser für Augenblicke die Beinarbeit einstellen (s. Abb. 2a). Das Erreichen der gewohnten Schwimmstellung aus dieser Lage heraus erfolgt dann offenbar nur noch durch den Vorwärtsantrieb der Beine, wodurch das Körperende angehoben wird. Eine exakte Ausrichtung der Körperlängsachse bis in die Horizontale gelingt allerdings nur selten. Vor allem bei trächtigen Weibchen, deren hintere Körperpartien durch zahlreiche Eier mächtig angeschwollen sind, bleibt es bei einer mehr oder minder stark von der Horizontalen abweichenden Lage (s. Abb. 2b). Ein wesentlicher Grund hierfür scheint die Tatsache zu sein, daß die Beine der Hydrachnellen meist sehr weit vorne inserieren.

Die einseitige Lage des Körperschwerpunktes und der Insertionsstellen der Extremitäten liefert wohl auch eine Erklärung dafür, daß einzelne Bein-

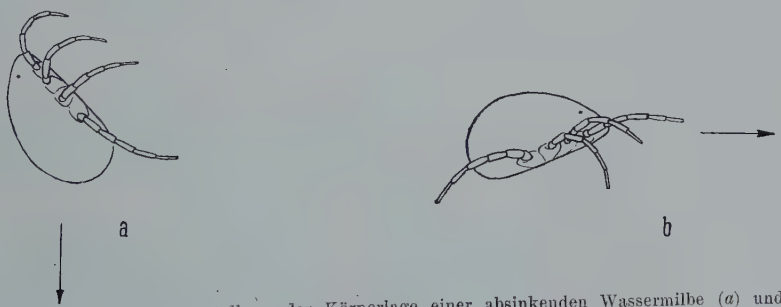


Abb. 2a—b. Schematische Darstellung der Körperlage einer absinkenden Wassermilbe (*a*) und einer vorwärts schwimmenden Wassermilbe (*b*). Die Pfeile geben jeweils die Bewegungsrichtung der Tiere an

paare der Hydrachnellen in Haltung und Bewegungsweise oftmals stark voneinander abweichen. So z. B. das dritte Beinpaar der Eylaiden oder das vierte der Arrenuriden: Beide vollführen ihre Bewegungen nicht wie „üblich" unter dem Körper aus, sondern seitlich erhoben über dem Rücken. Oder das vierte Beinpaar der Pioniden, das ebenfalls nicht ventral bleibt, sondern nach hinten gerichtet wird und in weitgehend gestrecktem Zustand Auf- und Abwärtsbewegungen vollführt.

Die Funktion des vierten Beinpaares, den hinteren Körperpartien einen verstärkten Auftrieb zu verleihen, kommt bei *Piona coccinea coccinea* (KOCH 1836) besonders deutlich zum Ausdruck. Tiere, denen es exstirpiert wurde, vermögen nämlich in keiner Weise mehr zu schwimmen. In ein Gefäß gesetzt, sinken sie trotz kräftig-strampelnder Bewegungen der vorderen drei Beinpaare zu Boden und vermögen sich dann nicht mehr zu erheben. Während des Absinkens weisen die schwereren hinteren Körperpartien nach unten.

Piona nodata erweist sich nach Exstirpation des letzten Beinpaares als wesentlich beweglicher. Versuchstiere sinken zunächst ebenfalls auf den Gefäßboden, erheben sich aber nach einiger Zeit wieder und beginnen umherzuschwimmen. Das Körperhinterende ist hierbei jedoch fast ständig abwärts gerichtet und die Bewegungsweise dadurch sehr ungeschickt. Von dem gewandten und schnellen Dahinjagen bleibt auch bei *Piona nodata* nach Exstirpation der Beine IV nichts übrig.

Auf Grund der geschilderten Beobachtungen müßten die von mir untersuchten Hydrachnellen-Arten ihre Raumlage im freien Wasser auch ohne gerichteten Lichtreiz, allein auf Grund ihres Körperbaus und der Bewegungsweise der Beine aufrechterhalten können. Zur Untersuchung dieser Frage wurde das Verhalten von *Piona nodata* und *Piona carnea* (KOCH 1836) im Dunklen geprüft. Ich setzte zahlreiche Vertreter beider Arten für etwa 12 Stunden in ein größeres Aquarium bei völliger Dunkelheit und schaltete dann plötzlich Licht ein. Das Ergebnis war stets das gleiche: Die meisten Tiere schwammen im freien Wasser und kehrten hierbei ihre Rücken dem Wasserspiegel zu.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Wie bei anderen Wassertieren wird die Raumlage während des Schwimmens normalerweise auch bei den Hydrachnellen durch mehrere Faktoren geregelt. Das Licht wirkt mit über die Lichtrückenreaktion.

Phototaktische Reaktionen

Das Verhalten zum Licht äußert sich bei den Hydrachnellen nicht nur in ihrer Lageorientierung, sondern auch in bestimmten phototaktischen Reaktionen. Einige von ihnen seien im folgenden wiedergegeben:

1. Negative Phototaxis bei *Arrenurus globator* (MÜLLER 1776)

Stark negativ phototaktisches Verhalten zeigt *Arrenurus globator* bei Beunruhigung. Durch ungewohnte Erschütterungen werden die Milben stark

erregt, beginnen wild umherzuschwimmen und sammeln sich schließlich zum weitaus größten Teil in der dunkelsten Ecke des Aquariums an, wo sie, mehr oder minder dicht gedrängt, langsam zur Ruhe kommen. Beleuchtet man sie hier mit einer Monlalampe, so werden sie nach einigen Sekunden abermals unruhig — dieses Mal durch einen Lichtreiz — und sammeln sich in einer anderen, nunmehr besonders dunklen Ecke an.

2. Negative Phototaxis bei *Hydryphantes ruber ruber* (DE GEER 1778)

Nach R. PIERSIG (1897—1900) lebt *Hydryphantes ruber* vor allem in dunklen Waldtümpeln, deren Boden mit Laub bedeckt ist. Gerade während des zeitigen Frühjahrs sind die Tiere in derartigen Biotopen oftmals massenweise zu finden. Sie schwimmen im Vergleich zu vielen anderen Hydrachnellen recht wenig. Meist bewegen sie sich lediglich krabbelnd fort, und zwar in den Laubschichten, die sich am Gewässerboden und der Uferzone angesammelt haben. Setzt man solche Tiere in ein Aquarium und bietet ihnen, den natürlichen Verhältnissen entsprechend, einzelne Laubblätter, so verkriechen sie sich unter diesen und beginnen ein sehr verstecktes Leben. Nur selten einmal ist ein Tier bei Tageslicht zu beobachten, so gut wie niemals schwimmt eines im freien Wasser umher. Zwingt man nun einzelne Tiere durch Wenden der Blätter ans Tageslicht oder beleuchtet sie von unten her, so zeigen sie zunächst nur ganz langsame, träge Beinbewegungen wie wenn sie aus einem tiefen Schlaf erwachten. Erst nach 2 bis 3 Minuten beginnen sie umherzukrabbeln, werden immer agiler und schwimmen schließlich wild strampelnd herum. Die Mehrzahl von ihnen beruhigt sich erst im Verlauf mehrerer Stunden, um dann erneut im Dunkel der Blätter zu verschwinden. *Hydryphantes* zeigt also stets ein ausgesprochen negatives phototaktisches Verhalten. Es ist so stark ausgeprägt, daß es auch durch Dauerlicht (15-Watt-Lampe in etwa 30 cm Abstand) in einem Gefäß ohne jede Möglichkeit des Sichverkriechens nicht beeinflußt werden kann. Die Tiere krabbeln und schwimmen während der ersten Tage so gut wie ständig umher. Erst nach etwa 10 Tagen legen sie die ersten längeren Ruhepausen ein, Pausen, die aber sicherlich nur durch völlige Erschöpfung bedingt sind und nicht auf eine Gewöhnung an das Licht zurückgeführt werden können. Denn nach wenigen Tagen weiterer Belichtung sterben sie regelmäßig ab. Zudem ruhen sie nicht in gewohnter Körperlage, sondern richten den Bauch nach oben, um dadurch die Augen vom Licht abzukehren. — Normales Verhalten ist bei Beleuchtung also nicht zu erzielen, und die Aufklärung der Biologie dieser Art ist dadurch ungemein erschwert.

Beobachtung bei ausschließlich rotem Licht von der Wellenlänge 600 mμ ist ebenfalls nicht möglich, denn *Hydryphantes ruber* sieht auch in diesem Wellenbereich. Wie entsprechende Versuche zeigten, „erwachen" die Tiere in der Dunkelkammer bei schwachem Rotlicht ebenso wie bei Tageslicht. Dunkelt man dabei eine Gefäßhälfte ab, und gelangt eine der Milben in den mit Rotlicht bestrahlten Bereich, so beginnt sie zu schwimmen und kehrt in der

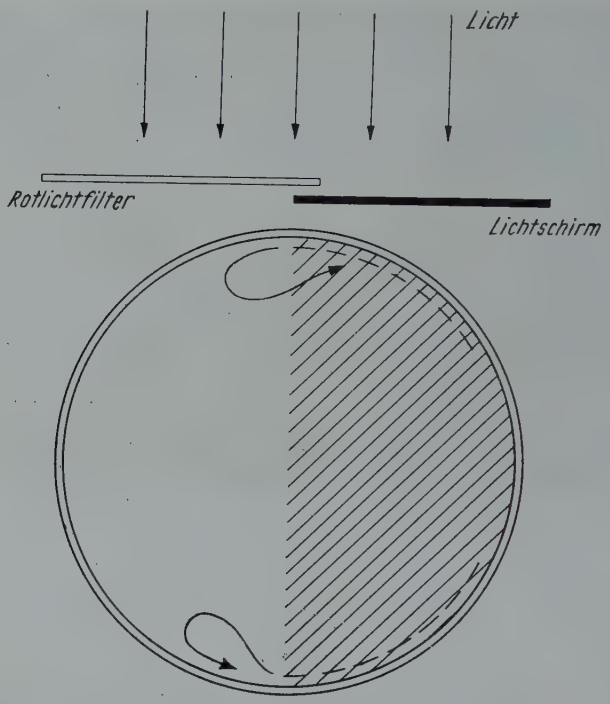


Abb. 3. *Hydryphantes ruber*. Nachweis der Wahrnehmung roten Lichtes von der Wellenlänge 600 mμ. Die abgedunkelte Gefäßhälfte erscheint schraffiert, der von den Versuchstieren krabbelnd zurückgelegte Weg gestrichelt und der schwimmend zurückgelegte Weg ausgezogen. (Nähere Erklärung im Text)

Mehrzahl der Fälle sogleich um. Die Kehrtwendung von 180° erfolgt fast immer entgegen der Lichtrichtung (vgl. Abb. 3).

Wie ist nun aber die Tatsache zu erklären, daß trotz der im Labor beobachteten negativen Phototaxis Vertreter dieser Art gerade während des zeitigen Frühjahrs in oftmals riesiger Zahl in Tümpeln zu beobachten sind, daß man sie dort zu Dutzenden als kleine rote „Punkte" auf dem Laub im Tageslicht umherlaufen sieht? — Eine exakte Antwort läßt sich noch nicht geben, lediglich eine Vermutung aussprechen. Von 200 im März 1959 in einem Waldtümpel (s. Abb. 4) auf Blättern umherkrabbelnden Milben erwiesen sich nämlich 180 als Weibchen und nur 3 als Männchen. 17 Tiere konnten geschlechtlich nicht identifiziert werden.[3] Da die Weibchen gleich anschließend im Labor Eier legten, ist zu vermuten, daß nur Weibchen vorübergehend ans Tageslicht kommen, um Eier zu legen und sodann — wieder negativ phototaktisch geworden — ins Dunkel tieferer Laubschichten zurückkehren. Für die ausschlüpfenden Larven erscheint eine Eiablage in Nähe des Wasserspiegels auf jeden Fall von großem Vorteil, da sie bekanntlich das Wasser verlassen müssen, um auf dessen Oberfläche einen Wirt zu erreichen.

[3] Rein morphologisch sind männliche und weibliche Tiere von *Hydryphantes ruber* nicht zu unterscheiden. Die oben angegebene Trennung erfolgte nach der Eiablage bei den Weibchen und der Spermatophorenabgabe bei den Männchen.

Abb. 4. Ein von *Hydryphantes ruber* bewohnter, aus einem Bombentrichter entstandener Tümpel in Querum bei Braunschweig. Am Boden des Tümpels hatte sich Laub von Rotbuche, Eiche, Esche und Ahorn angesammelt

3. Positive Phototaxis bei den Larven von *Eylais extendens* (O. F. Müller 1776), *Hydryphantes ruber ruber* (de Geer 1778) und *Euthyas truncata* (Neumann 1875)

Die Larven der Gattung *Eylais* Latr. 1796 schwimmen nach Verlassen der Eihüllen an die Wasseroberfläche, durchstoßen sie und leben dann auf ihr, um von hier aus einen Wirt zu erreichen.

Für *Eylais extendens* konnte nunmehr nachgewiesen werden, daß die Larven hierbei positiv phototaktisch geleitet werden. Beleuchtet man nämlich ein Aquarium mit Gelegen dieser Art von unten her, so krabbeln alle geschlüpften Tiere zunächst auf die Unterseite des Geleges und schwimmen sodann in Richtung des einfallenden Lichtes dem Gefäßboden entgegen. Sie zeigen hierbei Lichtrückeneinstellung, wobei es wie bei den Imagines zu einem Sichüberschlagen kommt.

Die Larven von *Hydryphantes ruber* und *Euthyas truncata* zeigen auch nach Erreichen der Wasseroberfläche noch positive Phototaxis. Sie sammeln sich im Aquarium, oftmals dicht gedrängt, an der dem Licht zugewandten Glaswand an. Wird das Gefäß sodann um 180° gedreht, so verlassen sie ihren bisherigen Aufenthaltsort und finden sich schließlich an der nunmehr beleuchteten Wand wieder.

4. Positive Phototaxis bei *Piona nodata nodata* (Müller 1776) und *Limnesia undulata undulata* (Müller 1776)

Positive Phototaxis zeigen *Piona nodata* und *Limnesia undulata*, den bekannten Verhältnissen bei Daphnien entsprechend, sobald das Wasser mit Kohlendioxyd angereichert wird. Die Tiere, die in reinem Wasser ziemlich regellos umherschwimmen, steigen augenblicklich an die Oberfläche, wenn

CO_2-Gas eingeleitet wird oder mit Hilfe einer Pipette CO_2-gesättigtes Wasser an den Boden des Aquariums gebracht wird. Gelangen einzelne Milben während des Umherschwimmens zufällig in tiefere, CO_2-reichere Wasserschichten, so weichen sie, das Tempo merklich steigernd, sofort aus.

Daß die Tiere tatsächlich nur phototaktisch an die Oberfläche gelangen wird deutlich, sobald das Gefäß von unten her beleuchtet wird. Die Milben schwimmen nunmehr an den Boden und krabbeln dort umher, bis sie durch das Kohlendioxyd abgetötet sind. Die Phototaxis führt also *Piona nodata*, *Limnesia undulata* und vermutlich auch weitere Hydrachnellen normalerweise in das sauerstoffreichere Oberflächenwasser.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit Lichtreaktionen einiger einheimischer Süßwassermilben. Grundsätzlich dienen die Augen der Hydrachnellen lediglich einem einfachen Richtungssehen. Lichtrückenverhalten wurde für *Eylais extendens*, *Hydryphantes ruber* und *Piona nodata* nachgewiesen. Bei Belichtung von unten vollführen Vertreter aller drei Arten einen Vorwärtsüberschlag von 180° und schwimmen dann mit dem Rücken in Richtung des einfallenden Lichtes. Die Tiere vermögen diese Lage aber nicht ständig beizubehalten. Nach einer bei den einzelnen Arten verschieden weiten Strecke drehen sie sich weiter zur Ausgangslage zurück, was mit der exzentrischen Lage ihres Körperschwerpunktes und ihrer Extremitäten zusammenhängen dürfte.

Eine ausschlaggebende Bedeutung erhält das Licht bei der Richtungsorientierung. Phototaktische Reaktionen führen zum Auffinden zusagender Lebensbedingungen. Fälle negativer und positiver Phototaxis konnten in ganz unterschiedlichen Situationen bei *Arrenurus globator*, *Hydryphantes ruber*, *Piona nodata*, *Limnesia undulata* sowie bei den Larven von *Eylais extendens*, *Hydryphantes ruber* und *Euthyas truncata* nachgewiesen werden.

Schrifttum

Böttger, K.: Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus* (*Megaluracarus*) *globator* (Müll. 1776), *Piona nodata nodata* (Müll. 1776) und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon 1899) (Hydrachnellae, Acari). Zool. Jb. Syst. **89** (1962) 501—584.

Buddenbrock, W. v.: Vergleichende Physiologie 1. Sinnesphysiologie. Birkhäuser Verlag, Basel 1952.

Halik, L.: Zur Morphologie, Homologie und Funktion der Genitalnäpfe bei Hydracarinen. Z. wiss. Zool. **136**, 2 (1930) 223—254.

Lang, P.: Über den Bau der Hydrachnidenaugen. Zool. Jb. Anat. **21** (1905).

Piersig, R.: Deutschlands Hydrachniden. Zoologica **9**, 22 (1897—1900) 1—501.

Schwoerbel, J.: Ökologische und tiergeographische Untersuchungen über die Milben (Acari, Hydrachnellae) der Quellen und Bäche des südlichen Schwarzwaldes und seiner Randgebiete. Arch. Hydrobiol. Suppl. XXIV, III. Falkau-Schriften, 3/4 (1959) 385—546.

— Die Bedeutung der Wassermilben für die biozönotische Gliederung. Verh. Internat. Vereinig. Limnol. **14** (1961) 355—361.

Department of Zoology, University of Lucknow/India

Dilepis kumaunensis sp. n. (Cestoda: Dilepididae) from two Himalayan birds

By

K. S. Singh[1] and B. K. Tandan

With 3 figures

(Eingegangen am 5. Juni 1962)

In June 1958, four *Argya subrufa,* the rufous babbler, were examined and three species of cestodes recovered. One of these, represented by nine strobilae, is being described here as a new species of the genus *Dilepis* Weinland 1858 (subfamily Dilepidinae). Besides *A. subrufa,* five strobilae, two immature, three mature but none gravid, were recovered from *Turdus merula simillinus* from the same locality and at almost the same time of the year. These also belong to the species of *Dilepis* to be described and of which *A. subrufa* is designated as the type host.

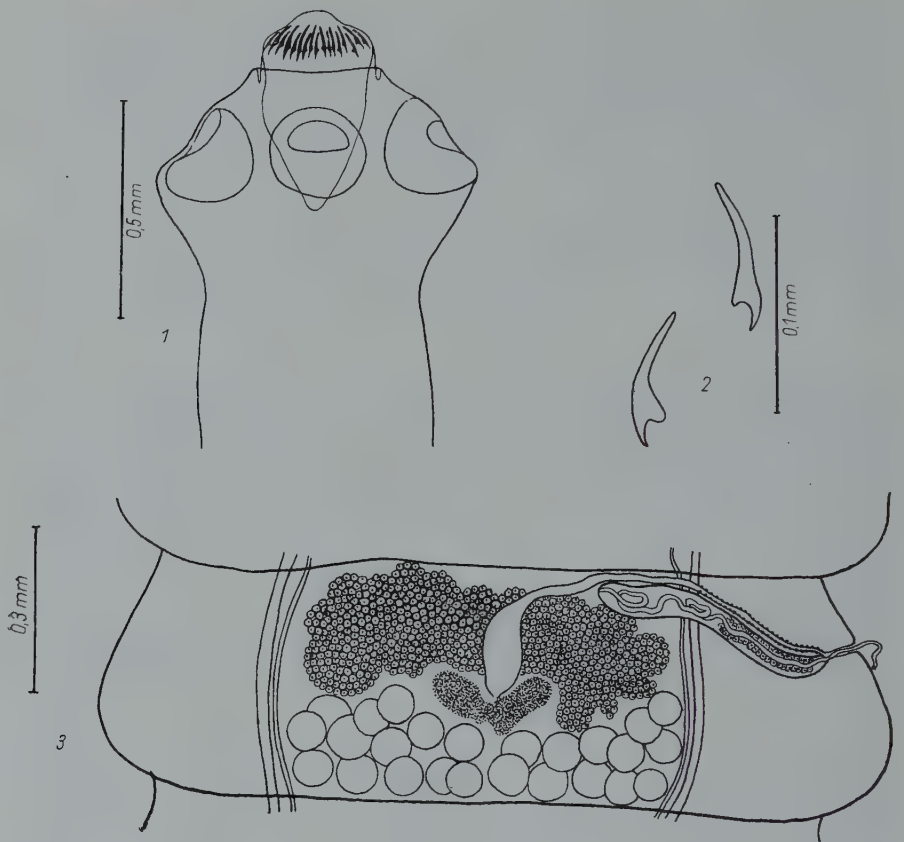
The parasites were fixed in cold Bouin's fluid, stained with acetic alum carmine and mounted whole in canada balsam. This study is based on all the fourteen strobilae and the average measurements are given in parentheses.

The parasites are 42.60 to 62.40 mm. (54.40) in length and 1.575 to 1.914 mm. (1.709) in maximum breadth which is in the region of the gravid proglottids. The strobila consists of numerous proglottids, all broader than long and with well marked segmentation.

The scolex is very well developed, muscular and measures 0.623 to 0.765 mm. (0.707) in diameter across the suckers. The rostellum is partly introverted in all the specimens and measures 0.214 to 0.256 mm. (0.230) in diameter. It is armed with two rows, each of thirty-five hooks. The hooks of the anterior row measure 0.088 to 0.096 mm. (0.090) in length and those of the posterior row measure 0.067 to 0.078 mm. (0.073) in length. The hooks of both the rows are similar in shape, having long handles and short blades with well developed guards. The rostellar pouch is 0.481 to 0.534 mm. (0.509) deep and extends slightly beyond the base of the suckers. The four suckers are very muscular, rounded and measure 0.20 to 0.22 mm. (0.21) in diameter. The neck is constricted immediately behind the scolex and widens slightly again, having a diameter of 0.534 to 0.659 mm. (0.578).

The immature proglottids which show the first signs of segmentation measure 0.196 to 0.267 mm. (0.244) in length and 0.783 to 0.872 mm. (0.839) in breadth and the later immature proglottids measure 0.312 to 0.374 mm. (0.338) in length and 1.015 to 1.220 mm. (1.126) in breadth. The mature

[1] K. S. Singh, Post-Graduate College of Animal Sciences, Mukteswar-Kumaon, U. P.



Figs. 1—3. *Dilepis kumaunensis* sp. n. Drawn with the aid of camera lucida. 1. Scolex. 2. Rostellar hook. 3. Mature proglottid

proglottids measure 0.356 to 0.409 × 1.264 to 1.486 mm. (0.379 × 1.376). The gravid proglottids measure 0.427 to 0.570 × 1.291 to 1.914 mm. (0.477 × 1.620).

There are 25 to 32 (28.5) testes present, closely packed together in the posterior region of the proglottid. The testes are rounded, measure 0.056 to 0.100 mm. (0.074) in diameter and are confined by the longitudinal excretory ducts. The cirrus pouch is very elongated and measures 0.38 to 0.46 mm. (0.394) in length and 0.036 to 0.042 mm. (0.038) in diameter. It is thin-walled and extends dorsal to and much beyond the poral longitudinal excretory ducts and more than ⅓ across the proglottid. The vas deferens forms a number of tight coils anterior to and partly overlapping the poral half of the ovary. Inside the cirrus pouch, the vas deferens is much coiled at the base of the pouch and the ductus ejaculatorius is surrounded by many prostate gland cells. The external and internal vesicula seminales are absent. The cirrus is long and slender, measuring 0.170 to 0.186 mm. (0.178) in length and

0.012 to 0.014 mm. (0.013) in diametere; many very small spines are present on it.

The ovary is well developed extending 0.460 to 0.676 mm. (0.596) across, and when fully developed it extends from the longitudinal excretory duct of one side to the other. It is lobed, though not deeply. The vitelline gland is compact, irregularly shaped and present immediately posterior to the ovary. It extends 0.130 to 0.190 mm. (0.159) across. The vagina soon after arising from the ootype enlarges to form the receptaculum seminis which is 0.060 to 0.090 mm. (0.078) in diameter. After this the vagina crosses over the ovary as a comparatively narrow tube with thick walls anterior and parallel to the cirrus pouch. The vagina after crossing over the poral longitudinal excretory duct is surrounded with many deeply staining nuclei, and opens anterior to the male genital pore. The uterus is sac-like and soon occupies the whole proglottid, and in the posterior proglottids the demarcation in the uterus of adjacent proglottids is lost. The eggs are numerous, rounded and measure 0.054 to 0.066 mm. (0.061) in diameter and the onchospheres measure 0.026 to 0.034 mm. (0.031) and the embryonic hooks are 0.014 to 0.020 mm. (0.018) in length. The genital pores are unilateral, present on the right side. 0.090 to 0.120 mm. (0.102) from the anterior margin of the proglottid, i.e., about ¼ of the proglottid length. The genital atrium is narrow and deep, measuring 0.044 to 0.088 mm. (0.072) in depth. The genital ducts pass dorsal to the poral longitudinal excretory ducts.

The dorsal longitudinal excretory duct is 0.008 to 0.010 mm. (0.009) and the ventral duct is 0.020 to 0.026 mm. (0.022) in diameter. In the posterior region of each proglottid, the ventral ducts of the two sides are joined by a transverse duct and, on the same level, another narrow duct arises from the ventral duct which runs towards the outer margin. The two transverse ducts have a double origin occasionally, but the two soon unite.

Discussion

The genus *Dilepis* Weinland 1858 contains about 47 species, of which the following have been described from India and the Indian subregion. *D. ardeolae* Singh 1952, *D. campylancistrota* (Wedl 1855), *D. capellae* Yamaguti 1935, *D. cypselina* Neslobinsky 1911, *D. fovea* Meggitt 1933 and *D. macrosphincter* Fuhrmann 1909. The present form differs from the closely related species thus: from *D. ardeae* (Rausch 1955) in the size of strobila and scolex, number and size of rostellar hooks, size of cirrus pouch and its shape, position of vagina in relation to cirrus pouch, absence of testes from anterior to ovary and number of testes in each proglottid and the size of eggs; from *D. ardeolae* Singh 1952 in the size of strobila, number of proglottids, size of scolex, number, size and shape of rostellar hooks, number of testes and size of cirrus pouch; from *D. capellae* Yamaguti 1935 in the size of strobila and scolex, number and size of rostellar

hooks, fewer testes, large cirrus pouch and its extension across the poral longitudinal excretory ducts; from *D. turdi* Yamaguti 1935 in the size of strobila and scolex, number of rostellar hooks, size of cirrus pouch and presence of genital pores in the anterior half of the lateral margin; from *D. megalorhyncha* (Krabbe 1869) Baer 1956 in the size of strobila and scolex, number and shape of rostellar hooks, size of cirrus pouch, armature of cirrus and number of testes; from *D. limosa* Fuhrmann 1907 in the number and size of rostellar hooks and size of cirrus pouch; and from *D. odhneri* Fuhrmann 1909 chiefly in the number, size and shape of rostellar hooks.

Hosts: *Argya subrufa* (Jerdon), the rufous babbler (type host) and *Turdus merula simillimus* Jerdon, the blackbird.

Locality: Near Ramgarh (altitude 7,500 ft.), District Nainital.

Holotype: Will be deposited in the collections of the Zoological Survey of India, Calcutta.

References

Baer, J. G.: Parasitic helminths collected in West Greenland. Meddelelser om Grønland **124** (1956) 1—55.

Rausch, R.: *Cyclustra ardeae* sp. n. and the status of *Dendrouterina* Fuhrmann, 1912 (Cestoda: Dilepididae). Proc. Helm. Soc. Wash. **22** (1955) 25—29.

Singh, K. S.: Cestode parasites of birds. Ind. J. Helm. **4** (1952) 1—72.

Yamaguti, S.: Studies on the helminth fauna of Japan part 6. Cestodes of birds. I. Jap. J. Zool. **6** (1935) 183—232.

Aus dem Institut für Wassertechnologie der Chemisch-Technologischen Hochschule Prag

Über die Exkretophoren bei den festsitzenden Rädertieren der Ordnung *Collothecacea*

Von

Vladimír Sládeček[1]

Mit 11 Abbildungen

(Eingegangen am 5. Juli 1962)

Die Leibeshöhle mancher Rädertiere ist ausgedehnt, und sie zieht sich in die Extremitäten und Fortsätze der Tiere hinein. Bei den Arten der Gattung *Collotheca* erstreckt sie sich auch in die Kronenlappen. Die Leibeshöhle ist

[1] Doz. Dr. V. Sládeček, Trojanova 13, Prag 2, Tschechoslowakei.

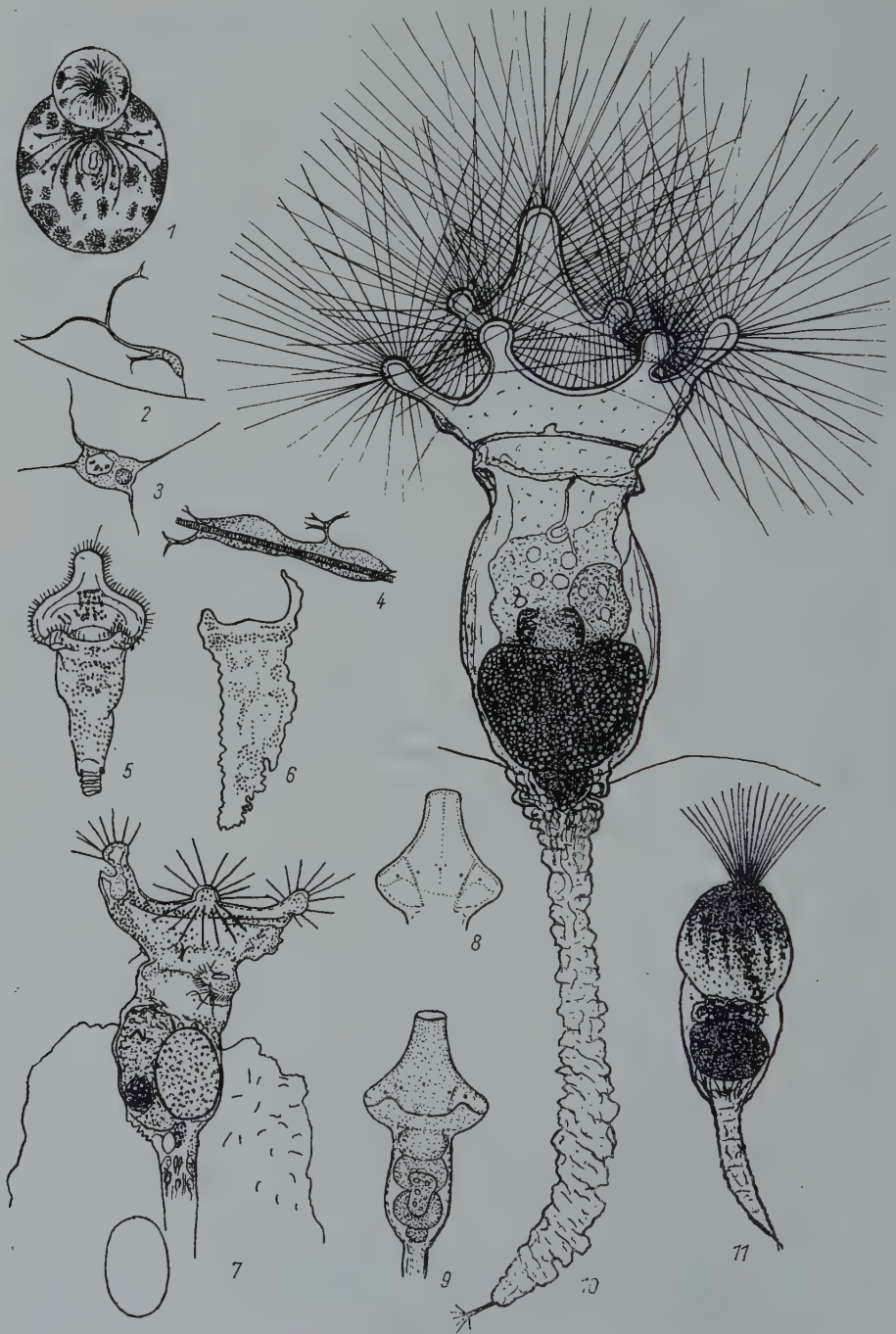
mit Flüssigkeit erfüllt und führt die Amoebozyten, d. h. amoeboidisch bewegliche ein- oder mehrkernige Körper, oft mit verschiedenen Einschlüssen. Diese Einschlüsse sind auf die Phagocytose zuzuführen und enthalten manchmal Bakterien (Remane 1932, p. 249).

Bei der festsitzenden Art *Cupelopagis vorax* Leidy beobachtete Cori (1925), daß die Einschlüsse mit zunehmendem Alter zahlreicher werden und daß durch Anhäufung in der Leibeshöhle große dunkle Flecke entstehen. Er benannte diese dunkelbraunen Körper von abgerundeten Formen Exkretophoren und nahm an, daß es sich um Amoebozyten handle, die mit Exkretkörnchen voll beladen sind, ihre eigene Bewegungen eingestellt haben und als Exkretdepots von der Körperflüssigkeit passiv bewegt werden. Bei den kontrahierten Tieren waren sie in bestimmten Körperteilen gelagert, z. B. im Gebiete des Kaumagens, an der Ansatzstelle des Mundtrichters, im Raume zwischen dem Blasendarm und der Leibeswand (Abb. 1). Bartoš (1959) bezeichnete diese Körper als Exkretophagen.

Die Exkretspeicherung in der Form von Exkretophoren wurde gelegentlich auch bei anderen festsitzenden Rädertieren beobachtet, ohne richtig erkannt zu werden. Edmondson (1940, p. 436) berichtete über ein Exemplar von *Collotheca algicola* var. *tenera* Edmondson: „The first specimen ... had what appeared to be symetrical patches of dots on the corona ... but these were found to be only a great number of small, dark granules in the body cavity which had been pushed up among the muscles of the corona giving a patterned appearance. As time passed, the granules were pushed around by the contractions of the corona, and the pattern disappeared. Such granules seem to appear in the body cavity of all aged Collothecae" (Abb. 8, 9). Berzins (1951, p. 570) schrieb über *Collotheca atrochoides* Wierzejski: „In this species a peculiar current of body juice was observed. In extension the head of the animal is always coloured dark, even black, for it then contains a large quantity of pigmented bodies. When the rotifer is fully extended, and the corona spread out, the pigmented bodies flow away from the head and are distributed in the middle region of the body. They are not so conspicuous there, and sometimes it is difficult to notice them, as they are not concentrated in one place but distributed over a larger area." Donner (1954, p. 68—69) beobachtete „die Perlen in der Haut", die mit allen Bewegungen verschiedene Muster bildeten bei *Collotheca algicola algicola* Hudson und zeichnete sie auch bei *C. ornata ornata* (Ehrenberg) (Abb. 5, 6, 7).

In einer Sphagnum-Probe aus der bekannten algologischen Lokalität Musikantenteich bei Hirschberg in Nordböhmen fand ich am 9. V. 1962 unter zahlreichen Individuen von *Collotheca heptabrachiata heptabrachiata* Schoch auch wenige ältere Tiere, bei denen genau der von Berzins (1951) geschilderte Vorgang beobachtet werden konnte (Abb. 10, 11). Die Krone der kontrahierten Tiere war fast schwarz, bei der Entfaltung flossen die kugelartigen Exkretophoren von den Kronenlappen in den Rumpf weg, so daß sie am gestreckten Rädertier kaum zu sehen waren. Die passive Art ihrer Bewegung war offenbar.

Aus den angeführten Beobachtungen kann man schließen, daß die Exkretophoren jetzt außer *Cupelopagis vorax* noch von 5 festsitzenden *Collotheca*-Arten bekannt sind und daß sie also in der Ordnung Collothecacea öfters vorkommen, wenn auch unregelmäßig. Sie sind nicht bei allen älteren fest-



Abbildungsunterschriften siehe nächste Seite

sitzenden Individuen festzustellen. Weiter scheinen sie ganz zu fehlen bei den freischwimmenden *Collotheca*-Arten. Obgleich ich sehr viele Individuen der pelagischen Collothecae aus verschiedenen Gewässern beobachten konnte (*C. libera, C. mutabilis, C. balatonica*), fanden sich die Exkretophoren niemals vor. Es erhebt sich jetzt die Frage, warum die Exkretophoren nicht bei allen älteren festsitzenden Tieren vorkommen und warum sie bei den pelagischen Arten fehlen. Man kann z. B. vermuten, daß die pelagischen Collothecae eine kürzere Lebensdauer erreichen, so daß es keine Möglichkeit zur Exkretophorenbildung gibt. Man kann auch annehmen, daß es hier einen Zusammenhang mit einer überstandenen bakteriellen Infektion gibt. Eine Klärung muß den weiteren Untersuchungen überlassen werden.

Schrifttum

Bartoš, E.: Vířníci — Rotatoria. Fauna ČSR (Prag) **15** (1959) 969.

Berzins, B.: On the Collothecacean Rotatoria. With special reference to the species found in the Aneboda district, Sweden. Arkiv för Zoologi (Ser. 2) **1** (37) (1951) 565—592.

Cori, C. J.: Zur Morphologie und Biologie von *Apsilus vorax* Leidy. Z. wiss. Zool. **125** (1925) 557—584.

Donner, J.: Zur Rotatorienfauna Südmährens. Abschluß. Österr. Zoolog. Z. **5** (1—2) (1954) 30—117.

Edmondson, W. T.: New species of Rotatoria, with notes on heterogonic growth. Trans. Amer. Microscop. Soc. **58** (4) (1939) 459—472.

— The sessile Rotatoria of Wisconsin. Ebenda **59** (4) (1940) 433—459.

Remane, A.: Rotatorien, Gastrotrichen und Kinorhynchen. Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreiches Bd. 4, Abt. 2, Buch 1, Lief. 1—4, 1—576, unvollendet. Leipzig 1929—1933.

Abb. 1. Altgewordener *Cupelopagis vorax* vor dem Absterben mit Anhäufungen von Exkretophoren. Nach Cori, 1925, p. 577, Abb. 9

Abb. 2—4. Amoebozyten von *Cupelopagis vorax* in verschiedenen Altersstadien der Umwandlung in die Exkretophoren. Nach Cori, 1925, p. 573, Abb. 8a, b, c

Abb. 5, 6. *Collotheca algicola algicola* mit Exkretophoren, von vorn unten und seitlich. Nach Donner, 1954, p. 69, Abb. 7b, c

Abb. 7. *Collotheca ornata ornata* mit Exkretophoren. Nach Donner, 1954, p. 69, Abb. 7a

Abb. 8, 9. *Collotheca algicola tenera* mit Exkretophoren, von hinten und von vorn. Nach Edmondson, 1939, p. 461, pl. 1, Abb. 4, 5

Abb. 10. *Collotheca heptabrachiata heptabrachiata* anscheinend ohne Exkretophoren, in ausgestrecktem Zustande, von vorn. Original

Abb. 11. Kontrahierte *C. heptabrachiata heptabrachiata* im langsamen Entfalten. Die Exkretophoren fließen von der Krone ab. Original

Anmerkungen zur Theorie der Artspaltung

Von

B. Alberti[1]

(Eingegangen am 2. Juli 1962)

Kürzlich hat Günther (1962) einige meiner Arbeiten einer kritischen Besprechung unterzogen und läßt erkennen, daß hierbei offenbar erhebliche Mißverständnisse im Spiele sind. Ihre Klärung scheint mir für den Fortschritt der Diskussion um die „phylogenetische Systematik" von Nutzen. Der genannte Forscher schreibt zu theoretischen Ausführungen, die ich machte (Alberti 1954, 1957, 1958/59):

> „Er legt Wert auf die — sachlich oft genug sicher zutreffende, methodisch ganz irrelevante — Feststellung, daß bei der Abspaltung von Arten die „Mutterart" meist neben der „Tochterart" (oder neben den Tochterarten) bestehen bliebe. Diese Feststellung ist nur eine der möglichen Beschreibungen des Speziationsvorganges, die nichts mit der methodischen Notwendigkeit zu tun hat, phylogenetische Verwandtschaften wenigstens zunächst unter dem Dichotomie-Schema zu analysieren. Der Verfasser aber, fasziniert von der sinnlosen Analogie des „Mutter-Tochter"-Verhältnisses zwischen phylogenetisch nächst verwandten Artenpaaren, will dieses Verhältnis ausdrücklich nicht als phylogenetische Dichotomie verstanden wissen, verbaut sich damit ein biologisch-phylogenetisches Verständnis des Speziationsvorganges überhaupt und gelangt so — bei zusätzlich ausdrücklicher Unklarheit darüber, ob er nun phylogenetisch oder typologisch klassifizieren will — zu trostlos absurden Folgerungen für die Klassifikationsmöglichkeiten nach festgestellten phylogenetischen Verwandtschaftsabstufungen (Alberti 1957)."

Günther beruft sich auf die von Hennig (1950 und weiterhin) entwickelte „Theorie der phylogenetischen Systematik", der er offenbar vorbehaltlos zustimmt und die er auch zur Grundlage obiger Kritik macht.

Ich glaube, die Mißverständnisse lassen sich befriedigend klären, wenn wir sorgfältig zwischen naturwissenschaftlicher Theorie und (theoretischen) Prinzipien der praktischen Arbeit (Erarbeitung und Aufschreibung eines klassifikatorischen Systems der Tierwelt) unterscheiden. Ein solches System zeigt immer einen mehr oder weniger angenäherten hierarchischen Aufbau von Verwandtschaftsgruppen und ist notwendig nach „typologischen" Prinzipien gebildet.

Hennig stellt nun diese typologisch orientierte Systematik einer „konsequent phylogenetischen Systematik" gegenüber, die er vertritt, doch sehe ich bei beiden Systemtypen keinen prinzipiellen, sondern nur einen graduel-

[1] Dr. B. Alberti, Institut f. Spezielle Zoologie und Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin N 4, Invalidenstr. 43.

len Unterschied, je nach dem Grad der „Konsequenz", die sich uns aus dem Stand der Merkmalserarbeitung, der Merkmalswertung und aus der Feinheit der Kategorienabstufung für die jeweiligen praktischen Zwecke (unter Berücksichtigung auch der nomenklatorischen Möglichkeiten (vgl. STAMMER 1960, p. 5)) darbietet. Erst wenn die praktischen (hierarchischen, typologischen, klassifikatorischen) Belange ganz aus dem Spiel bleiben und wir die Frage nach der Beschaffenheit des rein „Idealen Natürlichen Systems" (= natürlichem Stammbaum) aufwerfen, kommen wir zu einem prinzipiellen Gegensatz zwischen diesem und jenem, denn das ideale System ist weder hierarchisch noch typologisch und beruht allein auf dem Zeitfaktor und der unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeit für die Beziehungen der einzelnen „Artphasen" und ihrer „Spaltprodukte" zueinander. Nur ein solches ideales System möchte ich als „konsequent" phylogenetisch bezeichnen. Aber alle unsere Systeme der typologischen Praxis bleiben wohl für immer von ihm weit entfernt mangels sicherem Einblick in die wirklichen Abläufe der Evolution in allen ihren Phasen. Nichtsdestoweniger ist ein solches ideales System in seinen einfachen Bildungsprinzipien durchaus erkennbar und (deduktiv) beweisbar. Diese Prinzipien mit ihren Konsequenzen für die wirkliche naturwissenschaftliche Theorie untersucht aber HENNIG nicht ausreichend, während die von GÜNTHER kritisch beanstandeten Ausführungen in meinen Arbeiten sich gerade und nur auf sie beziehen. Damit klären sich alle Mißverständnisse seiner Kritik ganz zwanglos.

Bereits STAMMER (1959, 1960) vermerkt die Außerachtlassung der unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeit in wichtigen Punkten der Überlegungen bei HENNIG, obwohl dieser sie als „Deviationsregel" sehr wohl erkennt. Aber ich sehe nicht, daß er die letzten Konsequenzen daraus für die wirkliche Theorie zieht, während die Konsequenzen für die praktische Systematik, die HENNIG vorschlägt, sich wieder mit deren Zielsetzungen nicht vertragen, was STAMMER (1960) in die Worte kleidet:

> „Die gesamte bisherige Hierarchie des Systems würde zu einem Chaos werden, alte Tiergruppen würden in unendlich viele Kategorien zerfallen, junge in wenige zusammengedrängt werden müssen."

Wie wenig die wirkliche Theorie von der HENNIGschen „konsequent-phylogenetischen Systematik" befruchtet wird, zeigt am besten das Problem der Artspaltung. Hier setzt bereits die Scheidung zwischen jener wirklichen Theorie und der Praxis unserer Systematik, gleichgültig, ob man sie typologisch oder phylogenetisch nennt, ein.

Bei der Artspaltung stehen sich grundsätzlich zwei primäre Spaltungsformeln gegenüber, nämlich:

$$1.\ A \begin{matrix} \nearrow A \\ \searrow B \end{matrix} \quad \text{und} \quad 2.\ A \begin{matrix} \nearrow B \\ \searrow C \end{matrix}$$

HENNIG vertritt die Formel 2 und hat dies mit völlig zureichender Deutlichkeit unter Beifügung einer Schemaskizze noch 1957 dargetan. Demgegen-

über habe ich schon 1955 unter Beifügung einer Schemaskizze Formel 1 begründet.

GÜNTHER (l. c.) gibt zwar die „sachlich oft genug sicher zutreffende" Formel 1 zu, spricht aber dennoch von sinnloser Analogie des Mutter-Tochterverhältnisses. Dieser Widerspruch löst sich ganz einfach, wenn wir wieder zwischen Theorie und Praxis unterscheiden, denn nur für letztere gilt die „Sinnlosigkeit", für erstere dagegen ist sie die allein sinnvolle als Fundamentalprinzip der ganzen Abstammungstheorie und der Artspaltung. Allerdings muß hierbei das „oft genug" von GÜNTHER durch „immer" ersetzt werden, weil Formel 2 nur im „Grenzfall" (absolut gleichbleibende Evolutionsgeschwindigkeit) gilt, dem sich die Wirklichkeit nur nähern, sie aber nie ganz erreichen kann, selbst wenn wir „strauchförmige" Vermannigfachung von Stammlinien bei Artspaltungen annehmen. Es ist doch unvorstellbar und durch keine Beobachtung des Naturgeschehens gestützt, daß alle Individuen einer Spezies A „plötzlich", also gleichzeitig zugrunde gehen (vergleichbar einem „momentanen" chemischen Reaktionsprozeß) und als Nachkommen ebenso plötzlich und gleichzeitig zwei oder mehr Folgearten mit allen zugehörigen Individuen an ihre Stelle treten, wie es Formel 2 verlangt.

Es dient auch nicht dem Verständnis für Formel 2 und darüber hinaus weder der Theorie noch der Praxis, wenn HENNIG (1950 p. 115) meint, es müßten auch „zwei Arten, die aus einer gemeinsamen Stammart hervorgehen und damit eine Gruppenkategorie höherer Ordnung bilden, als mit ihrer Stammart identisch angesehen werden, denn diese besteht ja in ihnen, und zwar in ihnen gemeinsam weiter". Hier scheint mir der Identitätsbegriff doch wohl naturwissenschaftlich-logisch in ungewöhnlicher und unhaltbarer Weise angewendet, denn die Aussage liefe darauf hinaus, daß 1 gleich 2 oder ein Vielfaches von sich ist. Allerdings macht der Autor die Gültigkeit der Aussage von der Voraussetzung abhängig, „daß eine Stammart tatsächlich nur in ihren Tochterarten weiterbestehe" und erläutert dies wie folgt (HENNIG 1950 p. 111):

„Man könnte dann auch sagen, daß die Art a vom Zeitpunkt t_1 bis zum Zeitpunkt t_3 unverändert erhalten geblieben sei, daß sie aber zur Zeit t_2 eine Tochterart a_2 abgespalten habe, die nun (zeitlich) neben ihr vorkomme. Gegenüber dieser Auffassung gilt es festzuhalten, daß wir auch in diesem Fall, also auch dann, wenn eine der beiden Nachfolgearten der gemeinsamen Stammart morphologisch so ähnlich geblieben ist, daß sie nicht von ihr unterschieden werden könnte und daß zu ihr gehörige Individuen mit Individuen der gemeinsamen Stammart, wenn das zeitlich durchführbar wäre, unbegrenzt fruchtbar gekreuzt werden könnten, an der Definition festhalten wollen, daß zum Zeitpunkt t_3 zwei Tochterarten existieren, die nur gemeinsam mit der nur in ihnen gemeinsam weiterbestehenden Stammart zu identifizieren sind."

Niemals kann echte Wirklichkeit des Naturgeschehens auch als „Theorie" von einer Konvention (bei HENNIG „Definition" genannt) abhängen, die noch

dazu dem natürlichen Artbegriff ausdrücklich zuwiderläuft. Nur für die Praxis unseres typologischen Systematisierens ist dies konventionell zulässig und sogar notwendig. Hierüber besteht also völlige Einigkeit, was auch darin zum Ausdruck kommt, daß GÜNTHER (l. c. p. 406) für die praktische Methodik meiner Arbeiten das strenge Befolgen der sogenannten „Theorie" von HENNIG zugibt und sogar ihre unabhängige Erarbeitung andeutet. Theorie und Praxis stehen dabei keineswegs im Widerspruch, da wir die „Theorie" nur als den idealen Grenzfall der fortschreitenden Praxis erkannt hatten. Schon seit LINNAEUS und nicht erst seit der „theoretischen" Durchdringung der phylogenetischen Systematik durch HENNIG arbeiten wir praktisch mit gleichem Ziel und gleicher Methodik, um durch ständig erweiterte Arten- und Merkmalskenntnis und verbesserte vergleichende Wertung unser „Natürliches System" dem idealen phylogenetischen System anzunähern und falsche „typologische" Wertungen (Konvergenzen) auszumerzen.

So klären sich auch weitere kritische Einwände. Die primäre Spaltungsformel 1, gestützt nur auf die Kriterien „Zeit" und „unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit" ist dann nicht „eine der möglichen Beschreibungen des Speziationsvorganges", sondern ist allen diesen Möglichkeiten (cytologische, genetische, geographische usw. Speziation (GÜNTHER l. c. p. 317)) als „Beschreibung" übergeordnet und für alle gültig. Die „trostlos absurden Folgerungen für die Klassifikationsmöglichkeiten" können ebenfalls nicht eintreten, da mit der Spaltungsformel 1 gar keine Klassifikation im Sinne der hierarchischen Systematik beabsichtigt wird oder werden kann.

Nachdrücklich widersprochen werden muß allerdings für die Naturerkenntnis, daß Formel 1 ein biologisch-phylogenetisches Verständnis des Speziationsvorganges überhaupt verbaut. Hier verwechselt die Kritik offenbar die allgemeine mit der speziellen Aussage. Letztere (cytologische, geografische usw. Speziation) hat ja, wie erwähnt, nichts mit dem Fundamentalprinzip der Abstammungslehre, symbolisiert in Formel 1, zu tun. Ohne diese Formel wäre es ganz unverständlich, warum z. B. heute noch der Typ des Einzellers neben dem des Vielzellers, der aus jenem notwendig hervorgehen mußte, existiert, der Querschnitt des Stammbaums also ungefähr seinem Aufriß entspricht, unabhängig von den Ursachen der Speziation im einzelnen.

Ganz unabhängig von den speziellen Ursachen des artbildenden Evolutionsfortschritts können wir für diesen wohl drei Möglichkeiten der „Speziation" unterscheiden, verschieden lediglich quantitativ, nämlich in der Wirkung auf Stammlinienvermehrung und Artenzahlen des Zeitquerschnitts.

1. „Stammesgeschichtliche Artabänderung" auf der Stammlinie ohne Artabspaltung, wobei also aus Artphase A schrittweise B wird. Dabei können aber sehr wohl Subspezies-Bildungen eintreten, müssen nur immer bis auf eine, die zu B führt, vor Erreichen des eigenen Spezies-Status, also innerhalb der Phase A wieder erlöschen. Hier liegt

für den Zeitquerschnitt weder Speziesvermehrung noch Stammlinienvermehrung vor.

2. Artspaltung auf der Stammlinie nach Formel 1. Hierbei spaltet jede Artphase eine Tochterart ab, diese ebenfalls wieder nur eine und so fort. Aber alle „Mutterarten" können in der Theorie neben den Folgearten fortexistieren und damit das Bestehen einer unbeschränkten Vielzahl von Arten auch im Zeitquerschnitt bewirken, ohne daß Vervielfältigung der Stammlinie eintritt und typologisch-hierarchische Klassifikation für ein Zeitquerschnittsystem möglich wird. Erst wenn Fall 2 mit Fall 1 zusammenwirkt, entsteht echte Stammlinienverzweigung.

3. Speziation durch echte Stammlinienaufspaltung aus einer „Mutterart" heraus. Dabei entstehen aus dieser dann (nacheinander!) mindestens zwei Tochterarten, neben denen die Stammart aber noch mehr oder weniger lange fortexistiert. Hierfür gilt obige Fomel 2, doch nur unter Vernachlässigung der praktisch immer mit im Spiele befindlichen Fälle 1 und 2.[2]

Mit Hilfe aller obigen Überlegungen gewinnen wir nunmehr auch einen gesicherten Standpunkt zu dem Prinzip der „Schwestergruppen" in der Systematik, welches Hennig sehr betont entwickelt, und ebenfalls zum Anwendungsbereich des Dichotomie-Prinzips, das bereits von Stammer (1960) kritisch betrachtet wurde. Beides steht in naher innerer Beziehung und zugleich in engem Zusammenhang mit der Artspaltung. Aber auch hier müssen wir wieder streng Theorie und Praxis der Systematik unterscheiden. Für die Theorie gilt grundsätzlich primär dichotome Artspaltung nach Formel 1. Erst sekundär entsteht Vermehrung auch der Stammlinien, auf die es für die typologische Klassifikation als Stammlinien-Dichotomie allein ankommt, sobald nämlich weitere Abspaltungen eintreten. Aber diese können in theoretisch unbegrenzter Vielzahl noch bei ein und derselben Stammart einsetzen, nur abhängig von der Zahl der Subspezies, die eigenen Artstatus gleichsam im Wettbewerb und bei unterschiedlicher Evolutionsgeschwindigkeit (nacheinander) gewinnen und dann als Arten nebeneinander existieren. Dies wollen auch die Bedenken von Stammer (1960) offenbar besagen.

Auch Schwestergruppen bestehen für die Theorie dann nur in entsprechendem Maße als koordinierte Stammlinien aus gemeinsamer Artwurzel unter Vernachlässigung des oben erwähnten Evolutionsfortschritts nach Fall 1 und 2, was bereits eine Konzession an die Praxis bedeutet. Diese Konzession wird aber noch wesentlich größer durch den Umstand, daß uns die stammesgeschichtliche Situation in ihren Einzelheiten nahe der Wurzel zusammenlaufender Stammlinien fast immer ganz unbekannt ist und es wohl auch blei-

[2] Wesentliche Teile dieser Überlegungen sind bereits in Gedankengängen nebst Schema-Bildern enthalten, die A. Goette (1898) entwickelte. Sie gehen bei aller Kürze seiner Ausführungen dennoch über das hinaus, was in der umständlich dargelegten „Theorie" von Hennig enthalten ist, besonders in der deutlichen Trennung von Theorie und Praxis.

ben wird, wir also aus diesem Grunde Fall 1 und 2 des Evolutionsfortschritts erst recht vernachlässigen können. Gleichzeitig nötigt diese Unkenntnis uns dazu, oft eine Vielzahl von Stammlinien und somit Artgruppen aller Kategorienstufen auch da zu koordinieren, wo bei näherer Kenntnis eine Stammlinien-Dichotomie nach Fall 3 sehr wohl bestehen kann. Wo diese Notwendigkeit als Folge von Unkenntnis nicht vorliegt, kann sie aus praktischen Zwekken der Systematik entstehen, wobei die koordinierten Stammlinien in dem Maße anwachsen, wie wir für bestimmte Zwecke die Abstufung der Kategorien vergrößern. Das kann z. B. aus nomenklatorischen Gründen der Fall sein, worauf ebenfalls STAMMER (1960) in ausgezeichneter Formulierung hinweist, wenn er von „nomenklatorischer Überforderung der Taxonomie" spricht, die sich aus dem Dichotomie-Prinzip nebst entsprechenden Schwesterngruppenverhältnissen bei den zahllosen im Verlaufe der Evolution eingetretenen Verzweigungen notwendig ergibt.

Dennoch ist das Prinzip der Schwestergruppen in der Praxis der Evolutionsforschung voll gerechtfertigt, in der Theorie dagegen nur eines von mehreren, deren sich die Evolution bedient. Umgekehrt ist das Dichotomie-Prinzip in der Theorie von fundamentaler Bedeutung unter dem Gesichtspunkt der unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeit, in der Praxis des Klassifizierens aber nur eine von vielen Möglichkeiten.

Schrifttum

ALBERTI, B.: Über die stammesgeschichtliche Gliederung der Zygaenidae nebst Revision einiger Gruppen (Insecta, Lepidoptera). Mitt. Zool. Mus. Berlin **30** (2) (1954) 115—478.

— Über Dualspezies, Artspaltung und Monophylie. Deutsche Ent. Z. N. F. **2** (V) (1955) 211—224.

— Wesen und praktische Bedeutung des Gattungsbegriffes. Ber. 8. Wandervers. deutscher Entomologen in München 1957, 138—147, Deutsche Akad. Landw. Wiss. Berlin 1957.

— Über den stammesgeschichtlichen Aufbau der Gattung Zygaena F. und ihrer Vorstufen (Insecta, Lepidoptera). Mitt. Zool. Mus. Berlin **34** (2) (1958) 246—396 und ebenda **35** (1) (1959) 203—242.

GOETTE, A.: Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. Z. wiss. Zool. **63** (1898) 292—378.

GÜNTHER, K.: Fortschritte der Zoologie, Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954—1959, 14 (1962).

HENNIG, W.: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin 1950.

— Systematik und Phylogenese. Ber. 100-Jahr-Feier Deutsche Ent. Ges. Berlin 1956, 50—71, Akademie-Verlag Berlin 1957.

STAMMER, H.-J.: „Trends" in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese. Zool. Anzeiger **162** (7/8) (1959) 187—208.

— Neue Wege der Insektensystematik. Verh. Int. Kongr. Ent. Wien 1960, I., 1—6.

Am 8. November 1962 verstarb in Pirassununga / Brasilien

Dr. Otto Schubart

Dr. Schubart ist besonders als Diplopodenforscher bekannt geworden, er arbeitete aber auch über die Ökologie Südostbrasiliens, über Süßwasserfische und Fischparasiten erfolgreich. Durch die Sammlung vieler Tiere aus verschiedensten Gruppen hat er die Arbeiten vieler Spezialisten unterstützt.

Berichtigung

Zu:

Rack, Gisela: Milben aus Taubennestern mit Beschreibung einer neuen Art. *Acheles gracilis* (Acarina, Raphignathidae). Zool. Anz. 168 (7—10). 275—292.

Durch ein Versehen des Verlags sind nach der Korrektur die Autorennamen und Jahreszahlen folgender Arten fälschlich in Klammern gesetzt worden:

S. 276 *Garmania bulbicola* Oudemans 1929:

S. 277 *Lasioseius penicilliger* Berlese 1916:

S. 279 *Haemolaelaps molestus* Oudemans 1929:

S. 280 *Tydeus subterraneus* Oudemans 1928, *Spinibdella subrufa* Rack 1961:

S. 286 *Cheyletus trouessarti* Oudemans 1902.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 27836. — Veröffentlicht unter ZLN 5039 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.

Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 244/62